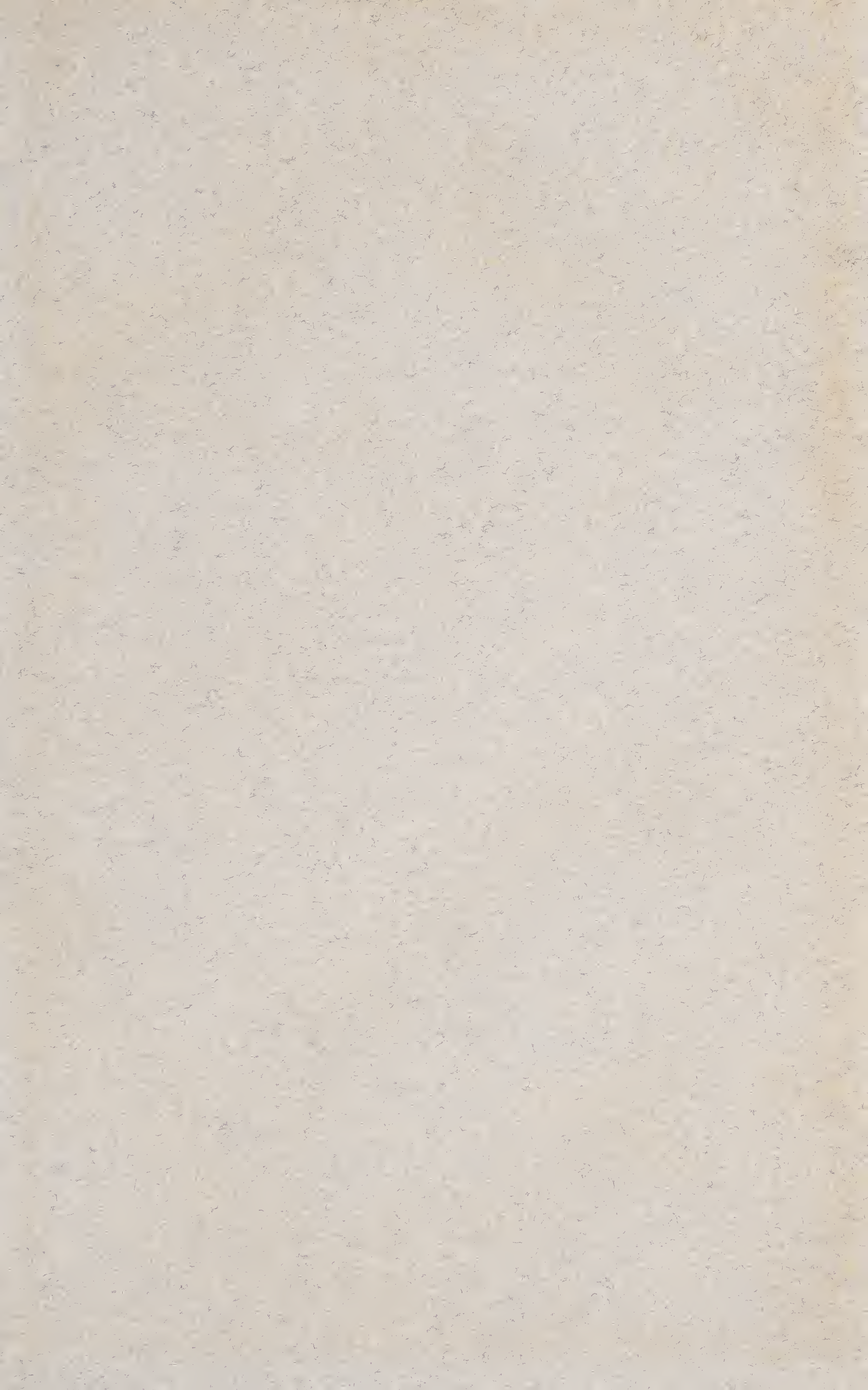
HUGO DE VRIES
OPERA
E PERIODICIS COLLATA



VOL. VI







HUGO DE VRIES OPERA E PERIODICIS COLLATA

HUGO DE VRIES
OPERA
E PERIODICIS COLLATA

VOL. VI.



UTRECHT — A. OOSTHOEK — MCMXX.

INHOUD VAN DEEL VI.

ERFELIJKE MONSTROSITEITEN

IN DEN RUILHANDEL DER BOTANISCHE TUINEN.

Sedert gebleken is, dat monstrositeiten erfelijk zijn, is de mogelijkheid van een stelselmatige cultuur in botanische tuinen duidelijk geworden. En daarmede ontstond de behoefte aan een ruilhandel in zaden van monstreuze gewassen. Herhaaldelijk ontving ik aanvragen om zulke zaden, meest van *Dipsacus sylvestris torsus*, doch ook van andere monstrositeiten.

Het komt mij voor, dat de verzending van zulke zaden zich gevoegelijk laat aansluiten aan den algemeenen ruilhandel van zaden tusschen de botanische tuinen. Het aanvragen wordt daardoor in zoo hooge mate vereenvoudigd, dat het vooruitzicht bestaat, dat het kweeken van monstrositeiten door dit middel veel algemeener ingang zal vinden. Het verdient trouwens om meer dan éène reden aanbeveling.

Allereerst vormen sommige typen, wanneer zij aan groote planten voorkomen en op niet te kleine schaal gekweekt worden, bijzondere aantrekkingspunten, die in hooge mate de belangstelling van vakgenooten en leeken trekken. De gedraaide stammen van *Dipsacus sylvestris* staan hier op den voorgrond, doch ook gefascieerde stengels en verbreede rosetten van *Aster*, *Crepis*, *Picris* en andere soorten boezemen den bezoekers van onzen Hortus groot belang in.

Daartegenover staat de wetenschappelijke beteekenis. De onderzoekingen van Nestler over den vegetatie-kam der fasciatiën en over de zoogenoemde ring-fasciatiën[1]), die van Pohl over de oorzaken der eenslachtigheid bij sommige variëteiten van *Oenothera Lamarckiana*[2]) hebben aangetoond, welk een rijk veld hier voor morphologische onderzoekingen te ontginnen is. Het verband tusschen tricotylie en den normalen bladstand is nog onbekend; hetzelfde geldt van de syncotylie. De betrekking tusschen tricotylie en tetracotylie, tusschen syncotylie en amphicotylie (cotyl-bekervorming) wacht nog op een onderzoeker. Aan materiaal ontbreekt het niet, vele duizenden tricotylen en syncotylen, vele honderden tetracotylen gaan jaarlijks door mijne handen. Welk een verschil in dit opzicht tusschen de gewone en de experimenteele teratologie! Het beroemde (schijnbaar) eindstandige blad van *Gesnera*

van Morren[3]), dat nog onlangs aan Sachs aanleiding gaf tot zoo belangrijke beschouwingen[4]), staat als éénig exemplaar, als het ware veilig tegen alle anatomisch onderzoek. Doch in mijn ras van *Antirrhinum majus* komen in sommige jaren aan kiemplanten zulke gevallen bij tientallen voor, met bladsymphyse, bekervorming en allerlei andere afwijkingen, zoodat de vraag naar de oorzaak der zoogenoemde eindstandigheid hier groote kans op een empirische oplossing aanbiedt.

Op de beteekenis der monstrositeiten voor de studie van de physiologie der erfelijkheid heb ik reeds meermalen gewezen, ik acht het overbodig hierop thans terug te komen.

Om de genoemde redenen heb ik mij voorgenomen, van nu af, aan de zaadlijst van den botanischen tuin te Amsterdam eene afdeeling toe te voegen, waarin de zaden van eenige der door mij gekweekte monstrositeiten in ruil worden aangeboden. Aanvankelijk bevat mijne lijst een twintigtal soorten, daar slechts enkele mijner culturen voor den ruilhandel geschikt zijn. Ik hoop haar echter allengs te kunnen uitbreiden.

In dit opstel wensch ik omtrent deze rassen mede te deelen, welken graad van ontwikkeling zij op dit oogenblik bereikt hebben, en wat men dus van het aangeboden zaad verwachten kan. In het algemeen zijn echte monstrositeiten slechts gedeeltelijk erfelijk en kan men bij omstreeks *een derde* der individuen op eene herhaling van het verschijnsel rekenen. Door een goede keus der zaden en een goede cultuur laat zich dit cijfer soms belangrijk verhoogen, door eene slechte behandeling gaat het gemakkelijk sterk achteruit.

Het is niet mijne gewoonte telken jare al mijne monstrositeiten te zaaien. Daarentegen bewaar ik het zaad in zoogenoemde conservatie-flesschen: de zaden worden hier door bijtende kalk gedroogd en droog gehouden; de blauwe kleur van stukjes cobaltchloride-papier dient tot een voortdurende contrôle. Volgens mijne ondervinding vermindert de kiemkracht mijner zaden in 4 à 5 jaren niet merkbaar, zoodat het geheel onverschillig is, of men versch dan wel geconserveerd zaad uitzaait.

Men kan de meeste mijner monstrositeiten in den tuin uitzaaien, geve ze dan steeds een open plaats, veel ruimte en veel mest[5]). In vele gevallen moet reeds bij het dunnen op afwijkende individuen gelet worden, die men dan natuurlijk sparen moet. Uitzaaien in een broeikas, verspeenen in potjes en laat uitplanten in den tuin is in vele gevallen aan te bevelen, bemesting met koemest en zoomogelijk ook met hoornmeel liefst niet te verzuimen.

Zaden van hier niet opgenoemde, doch in mijn proeftuin gekweekte rassen en zaden der opgenoemde, doch in grootere dan de gebruikelijke hoeveelheden, kan ik in vele gevallen afgeven, mits de aanvragen daartoe een vol seizoen te voren geschieden[6]).

Aster Tripolium fasciatus. Ofschoon niet vermeld in Penzig's Teratologie vormt de gewone Zilte toch zeer fraai verbreede stengels. Mijn ras stamt van een plant af, die, van rijp zaad voorzien, in 1890 aan het Y bij Amsterdam gevonden is[7]). Sedert kweek ik deze soort eenjarig; in 1895 had ik de zesde generatie, die mij, evenals de vierde (*Opera V*, p. 515), een aantal zeer fraai verbreede stengels opleverde. Dit aantal bedroeg in 1894 ruim de helft, in 1895 zelfs 75 % der individuen. Vele stengels bereikten eene breedte van 2–3 cm., enkele zelfs van 4–6 cm. Daarbij zijn zij aan hun voet rolrond en platten zij zich naar boven toe allengs af. In lengte verliezen zij weinig of niets; eene hoogte van 1,5–2 meter is ook voor fasciatiën niet zeldzaam.

Kweekt men de plant tweejarig, zoo treedt de verbreeding reeds in de rosetten op.

Laat uitzaaien en geringe bemesting leidt tot tweejarigheid, b. v. zaaien in het einde van Juli. Om ze eenjarig te maken zaai ik in Maart onder glas, verspeen en plant eerst in Mei uit. Het verspeenen geschiedt in potjes onder toevoeging van veel hoornmeel en koemest.

Chrysanthemum segetum fistulosum. De lintbloemen zijn lange, rolronde, somwijlen aan hun top gespleten buizen. Penzig vermeldt dit geval voor *Chrysanthemum Leucanthemum* als *var: tubuliflora* Tenney en voor *Helianthus annuus* als *var: fistulosa* (Teratologie, II, blz. 76 en 68). Voor een aantal gekweekte Composieten is het wel bekend, voor onze soort schijnt het nog niet vermeld te zijn.

In 1895 vond ik in een cultuur uit zaad, dat uit verschillende botanische tuinen ontvangen was, enkele planten met deze afwijking en daaronder één, die het in alle hoofden en in alle lintbloemen toonde. Dit exemplaar werd tijdens den bloei voorzichtig verplant en van de overige verwijderd. Het droeg 40 à 50 hoofdjes, allen even zuiver fistuloos.

Uit het zaad van de bloemen, die na het isoleeren bloeiden, kreeg ik in 1896 162 planten, waarvan meer dan de helft, nl. 64 %, wederom zuiver fistuloos waren. De overigen werden gerooid, en daarna werden alle gespaarde ontbloemd, zoodat eene mogelijke kruising geen invloed op het te oogsten zaad kon hebben. De zaadoogst was voorspoedig en leverde 60 cc. zaad op.

Het is te verwachten, dat hieruit wederom minstens de helft der individuen, wellicht alle, de afwijking zullen vertoonen.

Het zij mij vergund hier te vermelden, dat het mij gelukt is een ras met 21-stralige bloemhoofden door selectie te isoleeren, evenals dit vroeger voor het 13-stralige ras geschied is[8]).

Crepis biennis fasciata[9]). Het gehalte aan verbreede individuen bedroeg in de 3^e–5^e generatie 24–40 %; de zesde generatie, in 1895–96, bestond slechts uit zeer weinige individuen, waarvan de meeste eene verbreeding in het hart der roset toonden en enkele een stengel van 4–7 cm. breedte voortbrachten. De zaadoogst mislukte echter nagenoeg geheel.

Voor een bepaling der curve dezer monstrositeit[10]) zaaide ik in 1894 zaad uit van een fraai gefascieerd exemplaar der derde generatie in 1890. Het zaad was bewaard als boven, blz. 2, beschreven is en daarbij onveranderd gebleven. De curve was tweetoppig, de eene top was die der atavisten, de andere die der stengels van 8–9 cm. breedte. De breedste stengel was 20 cm. breed.

Alle verbreede stengels werden tijdens den bloei gerooid om ze te meten. Van de atavisten liet ik er eenige staan, na ze ontdaan te hebben van alle hoofden, die door verbreede planten bestoven konden zijn. Hun zaad rijpte rijkelijk en werd geoogst. Het levert blijkens een controleproef in 1896 omstreeks 20 % individuen met gefascieerde rosetten en daaronder zeer breede. Het is in vele opzichten beter dan het zaad van verbreede stengels.

De *Crepis biennis fasciata* is zuiver tweejarig. Zij is zeer gevoelig voor sterke bemesting, bv. met hoornmeel. Deze verhoogt haar gehalte aan verbreede stengels aanzienlijk (in 1895 tot 85 %): daarentegen vermindert zij haar kans om zonder schade te overwinteren.

Dipsacus sylvestris torsus. Mijn ras stamt van twee gedraaide planten af, die in 1885 in mijn tuin bloeiden[11]). Het is zuiver tweejarig en levert in den regel 30–40 % individuen in wier roset reeds in het eerste najaar de bladstand in het hart een spiraalsgewijze is. In 1896 heb ik op de gedraaide planten der zesde generatie ruimschoots zaad gewonnen. De zaaddragers zijn in elke generatie, door het rooien der overige planten vóór den bloei, geïsoleerd geworden.

Dit ras is reeds in verschillende botanische tuinen gekweekt. Het eerst zond ik, in den herfst van 1889, zaden aan den botanischen tuin te *Berlijn*; de planten bloeiden hier in 1891 en hun zaad werd op de zaadlijst van den Berlijnschen Hortus van dit jaar aangeboden, en wel afzonderlijk van gedraaide, drietallige en splijtbladerige

individuen. In het najaar van 1891 zond ik zaden aan Prof. le Monnier te *Nancy*. Op een cultuur van ongeveer 500 planten waren er hier 25–30 % in spiraal, 60–65 % drietallig, en dus slechts weinige atavisten.

Sedert heb ik aan verschillende tuinen zaad gezonden. De cultuur is zeer gemakkelijk, de plant altijd tweejarig. Zij vereischt alleen veel ruimte, liefst 50 × 50 cm. of meer per roset. Men zaait in April op rijen, bij laat zaaien vermindert de kans op gedraaide individuen snel. Vroeg in het voorjaar kan men de spiraal-rosetten uitzoeken en zoo noodig afzonderlijk planten. Men zorge slechts ze met een groote kluit over te brengen[12]).

Geranium molle fasciatum. Zeer belangrijk wegens den sympodialen bouw der stengels, die de verbreeding tot enkele geledingen midden in den stengel beperkt. Zulke geledingen dragen dan verbreede bloemen en vruchten, wier onderzoek alle aanbeveling verdient. Want zij vertoonen een zoo bepaalde voorkeur voor de grondgetallen 5, 10, 15, 20 enz., dat voor hunne polymerie eene veeltoppige curve met grond verwacht mag worden. Een uiterst rijk materiaal voor zulk eene studie kan op een klein bed worden verzameld[13]).

Geranium molle is tweejarig of juister winter-eenjarig. Zij wordt bij voorkeur in Juni gezaaid, zoodra het zaad rijp is, overwintert dan, ook bij sterke bemesting, voldoende en bloeit in Mei van het volgende jaar. Zaait men later, zoo krijgt men kleinere planten, zaait men in April of Mei, zoo worden de rosetten, bij bemesting, zeer groot, doch sterven in den winter.

In 1894–95 kweekte ik de zesde generatie, die wederom uiterst rijk aan verbreede bloemen was. Zij droeg ruimschoots zaad, waarvan echter in 1895 en 1896 niet gezaaid werd.

Helianthus annuus syncotyleus. De syncotylie, die in dit ras in hooge mate standvastig is, heb ik in dezen band, blz. 506, beschreven en afgebeeld. Individuen, wier zaad 90 % en meer syncotylen bevat, zijn geenszins zeldzaam; de aaneengroeiing der zaadlobben komt in alle graden voor, soms zóó, dat de plumula daardoor verstikt wordt, soms zóó, dat fraaie cotylbekers ontstaan. Atavisten, hoewel in gering aantal aanwezig, ontbreken nooit; hun zaad geeft echter weder een zeer aanzienlijk gehalte aan syncotylen.

De invloed der syncotylie op den bladstand van het onderste gedeelte van den stengel is duidelijk waarneembaar, soms zeer aanzienlijk. Dit onderwerp is in mijne boven aangehaalde verhandelingen echter slechts even aangeroerd en verdient in alle opzichten een nauwkeuriger studie.

Met de syncotylie gaan allerlei andere afwijkingen gepaard, zoo synfise der bladeren, vooral aan zwakke zijtakken, syncarpie, aaneengroeiing van vruchten en bracteeën, fasciatie enz. Deze zouden zich zonder twijfel door keuze laten bevestigen en zoodoende materiaal voor nieuwe onderzoekingen voortbrengen.

In 1896 heb ik op de negende generatie ruimschoots zaad geoogst.

Tricotylen, die voor *Helianthus annuus* wel bekend zijn (Penzig, Teratologie, II, p. 68) en die ik zelf ook in andere rassen van deze soort aantrof, kwamen tot nu toe in het syncotyle ras niet voor.

Helichrysum bracteatum tri- et tetracotyleum. Een kiemschotel, waarvan de helft der plantjes *tri-* en *tetracotyl* zijn, maakt een zeer merkwaardigen indruk. De cotylen zijn meestal versmald, soms slechts ondiep gespleten. Enkele pentacotylen, onder de honderde kiemplanten, ontbreken niet. De verhouding tusschen tri-, tetra- en pentacotylie kan in cijfers worden uitgedrukt en met de waarschijnlijkheidswetten worden vergeleken. Even zoo verdient de betrekking van deze afwijking tot de wetten van den bladstand een nauwkeurig onderzoek. Worden beide zaadlobben in gelijke mate door de afwijking getroffen of bestaat er een voorkeur voor de in den bladcyclus bovenste of onderste? In het algemeen zijn tricotylen zwakker dan dicotylen en is dit de reden van de zeldzaamheid van het verschijnsel en wellicht ook van de groote zeldzaamheid van soorten met drietallige bladkransen; doch ook dit verdient verder onderzoek.

Wanneer men in gekocht of geruild zaad het aantal tricotylen bepaalt, dan vindt men er meest slechts enkele op de 1000 of 10000 individuen, zelden enkele op de 100. In dit laatste geval heeft men een goede kans, dat die tricotylen, afzonderlijk opgekweekt, in hun zaad een veel hooger percent-cijfer zullen geven en om, bij selectie, daaruit een constant ras te zien ontstaan[14]).

In het voorjaar van 1895 zocht ik uit gekocht zaad een aantal tricotyle kiemplanten uit en liet ze bloeien. Eén daarvan gaf in haar zaad 41 % tri- en tetracotylen en van deze plantte ik er in 1896 een honderdtal uit. Van vele onder deze bevatte het zaad 20–25 % van deze afwijkende kiemen.

Hypochoeris glabra adhaerens. Deze vorm heeft enkele bovenste zijtakken min of meer volledig aan hun draagtak opgegroeid, soms zóó, dat de beide hoofdjes tot een breeder inéénsmelten, soms in mindere mate. Deze verschillende graden der monstrositeit zijn beschreven in dezen band, blz. 507 en afgebeeld op Plaat I. In

1894 bracht de zevende generatie planten voort, waarvan er 64 % de afwijking vertoonden.

In 1895 kweekte ik de achtste generatie en wel op vrij groote schaal, nl in ruim 300 exemplaren, het aantal erven bedroeg toen echter slechts 32 % en blijkt dus in hooge mate van de cultuur afhankelijk te zijn. De meeste erven hadden slechts één tak met de monstrositeit, enkele twee, zeer enkele drie. Hun betrekkelijke aantallen waren

individuen met éene synfise		25 %.
,, ,, twee synfisen		6 %.
,, ,, drie synfisen		1 %.
	som	32 %.

Slechts 3 % der individuen toonde de synfise aan de hoofdas, d. w. z. aan den bloemstengel, die uit het midden der roset ontsproot.

In 1896 heb ik deze plant niet wederom gezaaid.

Voor de studie van de Galton-curve der monstrositeiten[15]) is deze plant zeer aan te bevelen.

Linaria vulgaris perlutescens, gekenmerkt door het ontbreken van de oranjekleur op de bloemkronen, die dien ten gevolge geheel geel zijn.

Ik vond dezen vorm in Juli 1894 in de duinen bij Beverwijk, doch had geen gelegenheid meer mede te nemen, dan een paar bloeiende takjes. Ik besloot daarmede het ras in mijn proeftuin over te brengen, meer om de methode, dan om de eigenschappen van het ras zelf. Ik bezat sinds jaren een vorm, dien ik gekregen had door onderlinge kruising van drie typen, te weten

a) Den vorm met enkele *pelorische* bloemen
b) Den vorm met *catacorolla-slippen*[16])
c) Den vorm met *drie sporen*[17]).

De beide eersten had ik zelf, in het wild, bij Hilversum gevonden, de *tricalcarea* van Dr. Wakker uit Baarn ontvangen. Mijn gekruist ras toont van tijd tot tijd elk der drie afwijkingen. Van dit gemengd ras castreerde ik twee trossen en bestoof ze met het stuifmeel der geellippige bloemen; zij droegen rijkelijk zaad.

Uit dit zaad ontstonden in 1895 bastaarden, die zonder uitzondering oranje-lippig waren, ofschoon het aantal bloeiende individuen nagenoeg 150 bedroeg. Toch waren het bastaarden, zooals bleek uit de volgende generatie, die in 1896 uit hun zaad opgroeide. Want deze bestond, in ruim 600 individuen, voor omstreeks 80 % uit oranjelippige en voor omstreeks 20 % uit geellippige.

Van deze geellippige plaatste ik een zestal individuen op een afzonderlijk bed, doch zonder ze voor de bestuiving door de overige bastaarden te beschermen. Zij droegen rijkelijk zaad, waaruit men verwachten mag de beide kleurtypen en, in geringeren getale, de drie genoemde vormverscheidenheden te zien opgroeien.

Het zou de moeite waard zijn hieruit een geellippigen vorm met catacorolla, een met drie sporen en gele lippen en eindelijk een geellippige pelorie af te zonderen en constant te maken. Ik moet dit echter aan anderen overlaten, daar ik allereerst een pelorievorm, wier bloemen zonder uitzondering pelorisch zijn, zaadvast wensch te maken.

Uit deze proef volgt als beginsel, dat men, bloeiende bloemen van een wilden vorm medebrengende, door kruising het ras in zijn tuin kan overbrengen. Alleen zij men er op bedacht, dat de bastaarden der eerste generatie de afwijking, ten minste zeer dikwijls, niet vertoonen. Men kan daarop eerst in de tweede bastaard-generatie rekenen. Dit blijkt trouwens ook uit de proef met *Lychnis diurna glabra*, zie blz. 9.

Ongelukkigerwijze schijnt *Linaria vulgaris* met eigen stuifmeel zoo goed als geheel steriel te zijn.

Lychnis vespertina glabra. In Augustus 1888 verzamelde ik zaad van *Lychnis vespertina* in een boschje bij Hilversum. Toen dit in het volgend jaar in mijn proeftuin kiemde, vond ik er eenige geheel onbehaarde exemplaren onder. Ik heb deze geisoleerd en in den loop van enkele generatiën het onbehaarde ras door voortdurende selectie geheel standvastig zien worden. Het schijnt òf in het geheel geen, òf slechts uiterst zelden een enkelen atavist voort te brengen.

Sporen van beharing zijn hier en daar, met name aan de jonge planten, nog te vinden. Dit punt verdient echter nog een nader onderzoek.

Ik heb dezen vorm o. a. ook gekruist met *Silene noctiflora.* De bastaarden hebben allen zuiver het type van *Lychnis vespertina*, evenals Gaertner[18]) dit voor *Lychnis diurna × noctiflora* aangeeft en evenals zulks door Millardet in zijne uiterst belangrijke verhandeling[19]) over Aardbeziebastaarden beschreven is. Maar de bastaarden *Lychnis vespertina glabra × noctiflora* zijn steeds behaard, en wel niet met de beharing van *Silene noctiflora*, maar met die van *Lychnis vespertina.* Dit feit werpt een zeer belangrijk licht op het wezen van latente eigenschappen en op hun te voorschijn komen bij kruisingen en verdient daarom wel een nader onderzoek.

De bastaard *Lychnis vespertina glabra* × *noctiflora* valt in volgende generatiën niet in de ouderlijke typen uiteen, maar blijft constant.

Lychnis diurna glabra. Deze varieteit heb ik gemaakt door kruising van de bovengenoemde *L. vespertina glabra* met den gewonen vorm van *Lychnis diurna.* Door latere selectie is zij geheel tot het type van de laatste soort teruggekeerd, met uitzondering alleen van het gemis der beharing. Daar echter de *Lychnis diurna* bij ons vrij variabel is en met name van tijd tot tijd witbloemige exemplaren voortbrengt, kan het niet verwonderen, dat ook mijn ras op honderden van individuen nog enkele afwijkingen toont.

Voor de gewone cultuur is mijn ras echter voldoende constant; ook draagt het rijkelijk zaad.

Mijn proef leert, hoe de latentie van eene eigenschap door kruising op een andere soort kan worden overgebracht en levert een nieuw argument voor de grondstelling der *Pangenesis*, dat gelijke eigenschappen bij verschillende soorten door dezelfde stoffelijke dragers veroorzaakt worden.

Mijne proef begon in 1892. Ik zaaide *Lychnis diurna* en *L. vespertina glabra* naast elkander, zocht in het begin van den bloeitijd de drie fraaiste vrouwelijke *diurna*'s uit, die het soortstype het beste vertegenwoordigden, ontdeed ze van de bloeiende en uitgebloeide bloemen en rooide alle andere exemplaren. Zij konden dus van dat oogenblik af alleen door *L. vespertina glabra* bestoven worden en droegen rijkelijk zaad.

Uit dit zaad ontstonden in 1893 de bastaarden. Zij waren allen behaard en kwamen in hun uiterlijk meer met *L. diurna* dan met *L. vespertina* overeen. Evenals bij de moedersoort wisselde ook hier de bloemkleur tusschen wit en rood af. Ik bestoof nu, onder een kooitje van tule, de roode planten met stuifmeel uit roode bloemen en zaaide in 1894, tot voortzetting der proef, alleen van dit zaad.

Van deze planten waren omstreeks $^2/_3$ behaard en $^1/_3$ onbehaard. De eigenschap, waarom het te doen was, keerde dus in de tweede bastaardgeneratie terug, na in de eerste ontbroken te hebben. Overigens vertoonden de planten het type van *L. diurna*, zoodat dus de onbehaardheid (latentie der beharing) op deze soort overgebracht was. Als stuifmeelplanten en als zaaddragers koos ik de meest typische *diurna*'s met de donkerst roode bloemen uit en volbracht de bestuivingen zelf onder afsluiting van het insectenbezoek door middel van zakjes, die om de vrouwelijke bloemstengels gebonden werden.

Dit was dus, in 1894, de eerste generatie van *Lychnis diurna*

glabra. In 1895 en 1896 kweekte ik de tweede en derde generatie, de variëteit bleek zoo goed als volkomen constant te zijn, alleen blijven nog enkele witbloemige onbehaarde *diurna*'s voorkomen.

Ik kweek mijn ras eenjarig, en rooi daartoe eenvoudig de rosetten, die in het eerste jaar niet bloeien, uit. Ik zaai in April, op rijen in den tuin, met eene krachtige bemesting van koemest en hoornmeel. Vroeger zaaien onder glas en verspeenen levert grootere planten, maar heeft overigens geen voordeel. Dezelfde cultuur geldt voor *L. vespertina.*

Oenothera Lamarckiana nana. In mijn proeftuin is, in mijne zaaisels van *Oenothera Lamarckiana*, een dwergvorm opgetreden, die bij isoleering spoedig bleek constant te worden. Bij uitzaaien in den tuin worden de planten half zoo hoog als de gewone *Lamarckiana*'s, bij uitzaaien onder glas en verspeenen in potjes kan men ze uiterst klein houden, terwijl zij toch volop, met groote bloemen, bloeien. Bloeiende planten van 20–30 cm. hoogte zijn een gewoon type. Zij dragen rijkelijk zaad.

Al het door mij aangeboden zaad is gewonnen na kunstmatige bestuiving door mij zelven uitgevoerd, en onder afsluiting van insectenbezoek.

Trouwens op deze wijze win ik nagenoeg al het *Oenothera*-zaad voor mijne proeven, waartoe ik jaarlijks een kleine honderd exemplaren kunstmatig bestuif. Zaad van vrij bloeiende *Oenothera*'s zou men eigenlijk nooit moeten zaaien, het leidt tot allerlei onjuiste gevolgtrekkingen. Reeds Spach beklaagde zich over de veranderlijkheid der soorten, vooral in het ondergeslacht *Onagra*, doch zoover mijne waarnemingen reiken is deze veranderlijkheid in hoofdzaak het gevolg van kruisingen door insecten, hetzij op de zaaddragers zelven, hetzij op hunne voorouders.

Het is hier de plaats om te wijzen op het voorkomen van *Oen. Lamarckiana* in verwilderden toestand in ons vaderland[20]) en om tevens mede te deelen, dat de oorspronkelijke exemplaren, waarop Lamarck zijne soort (toen door hem *grandiflora* genoemd) baseerde, nog steeds in het Herbarium van den *Jardin des Plantes* te Parijs aanwezig zijn. Dank zij de welwillende hulp van de Heeren Poisson en Bonnet kon ik ze daar met de door mij gekweekte *Lamarckiana*'s vergelijken en mij van de volkomen identiteit overtuigen[21]).

Oenothera Pohliana = Oenothera Lamarckiana lata ♀ × *O. L. brevistylis* ♂. De varieteit *lata* is uitsluitend vrouwelijk, de *brevistylis* zoo goed als uitsluitend mannelijk[22]). De eerste is in mijn proeftuin opgetreden, de laatste daar ingevoerd van Hilversum en wel door

middel van stuifmeel, dat in 1893 op gecastreerde bloemen van mijne gewone *Lamarckiana*'s werd gebracht. Evenals voor *Linaria* en *Lychnis* beschreven is, vertoonde toen de eerste bastaardgeneratie de brevistylie niet; deze keerde eerst in de tweede, in 1895, terug.

In het jaar 1894 heb ik *brevistylis*-stuifmeel uit Hilversum gebracht op stempels van *lata* in mijn proeftuin, onder de hierboven vermelde voorzorgen. Deze bloemen droegen voldoende zaad, dat in 1895 gezaaid werd. Hieruit ontstonden wederom geen kortstijlige planten, wel dikkoppige (*lata*'s) en een groot aantal atavisten. Ik bestoof de *lata*'s met stuifmeel van de *brevistylis*-planten, die, gelijk zooeven vermeld, in dat jaar in mijn tuin bloeiden. Zij gaven een goeden oogst.

Uit hun zaad ontstond in 1896 het bastaardras, dat ik *O. Pohliana* noem. Ik doe dit ter eere van Prof. Julius Pohl te Praag, die in 1894 op mijn laboratorium de vormen *lata* en *brevistylis* anatomisch onderzocht. Zooals bekend is, ontdekte hij, dat de steriliteit der meeldraden van *lata* door een woekering van de „Tapeten-" cellen en die van het vruchtbeginsel van *brevistylis* door een abnormale zaadknoppen-productie in het onderste gedeelte van den stijl ontstaat. Ik wil verder niet verzwijgen, dat de naam *O. L. lata* × *O. L. brevistylis* mij voor het practisch gebruik te lang voorkomt; zulke namen mogen systematisch juister zijn, bij het nemen en beschrijven van proeven behooren zij m. i. door kortere te worden vervangen.

Men vergete daarbij niet, dat *lata* en *brevistylis* zelven reeds bastaarden waren, daar zij eenslachtig zijn en dus slechts door kruising met de soort of met andere variëteiten in stand kunnen worden gehouden. Eerst in latere jaren nam ik de voorzorg ze met hun eigen atavisten te kruisen, om zuiverder zaad te winnen. De naam zou dus eigenlijk moeten zijn (*O.* L. *lata* × O. L.) × (O. L. × O. L. *brevistylis*). Deze naam geeft de afstamming ten minste in hoofdzaak zuiver aan.

De O. *Pohliana* bracht in 1896 deels *lata*'s, deels kortstijligen, deels atavisten voort, en wel van alle drie omstreeks even veel. Om zaad te winnen heb ik de *lata*'s met de brevistylen bestoven, en wel kunstmatig, onder uitsluiting van insectenbezoek. Zij droegen voldoende zaad. Waarschijnlijk zullen daaruit wederom de drie typen te voorschijn komen.

Men kan dit zaad in April in den tuin zaaien, doch vooral niet te dicht. Men lette bij het dunnen op de *lata*'s, die dan reeds te herkennen zijn, de kortstijligen en de atavisten kunnen eerst, ook

wanneer men hun type kent, kort vóór den bloei onderkend worden. Bij goede cultuur en bemesting bloeien de meeste exemplaren in het eerste jaar.

Vroegtijdig zaaien onder glas, verspeenen in potjes met sterk bemeste aarde en later uitplanten in den tuin levert veel grootere en fraaiere planten en is zeer aan te bevelen.

Papaver somniferum polycephalum, ook wel *Pap. somnif. monstrosum* genoemd. Ofschoon dit ras algemeen bekend en in den handel is, heb ik het toch hier opgenomen, daar het voor proeven alle aanbeveling verdient. Het zal trouwens later wellicht aanbeveling verdienen een groot aantal bekende variëteiten en monstrositeiten in mijne lijst op te nemen. Zoo bv. *Linaria vulgaris peloria*, *Matricaria Chamomilla discoidea*, *Datura Stramonium inermis*, enz. enz.

Picris hieracioides fasciata. Verbreede stengels van deze soort zijn niet zeldzaam (Penzig, Teratologie, II, p. 91). Zij hebben echter voor de leer der erfelijkheid eene bijzondere beteekenis, daar Godron, toen hij na uitzaaiing van hun zaad de monstrositeit niet zag terugkeeren, de meening uitsprak, dat het verschijnsel niet erfelijk zou zijn. En deze meening heeft meer aanhangers gevonden dan zij verdiende[23]).

Ik heb mij daarom veel moeite gegeven, de erfelijkheid der fasciatie bij deze soort te bewijzen. Uitgangspunt was een verbreede stengel, in 1887 vol zaad te Scheveningen gevonden en waarvan tevens de wortel naar mijn proeftuin werd overgebracht. Eerst in 1894 gelukte het mij, na allerlei methoden beproefd te hebben, onder de afstammelingen van deze plant eene fasciatie te krijgen en uit haar zaad in 1895 in derde generatie de monstrositeit te zien terugkeeren. Tevens bracht het zaaisel van 1894 een aantal tweejarige individuen voort, waaronder fraai verbreede rosetten, die in 1895 tot breede bandvormige stengels uitgroeiden.

In 1896 heb ik dit ras niet voortgezet.

Plantago lanceolata ramosa. Uit de oksels van de bracteeën aan de basis der aren komen zijaren voort, die meest in gering, soms in zeer groot aantal aanwezig zijn[24]). Niet alle aren der zelfde plant en evenmin alle individuen van het ras vertoonen echter deze afwijking. De mate, waarin zij optreedt, hangt deels van de keuze van het zaad, deels van de cultuurwijze af.

Mijn ras stamt af van een plant, die in 1887 bij Hilversum gevonden en van daar naar mijn proeftuin overgebracht is. Gedurende zes achtereenvolgende generatiën heeft zich de afwijking herhaald;

thans vertoonen ongeveer de helft der individuen haar. De meeste planten hebben, bij goede cultuur, elk 2–7 vertakte aren bij een gemiddeld aantal van 25 aren per plant. Een enkele maal vond ik, op een zeer krachtig ontwikkeld individu, 32 vertakte aren.

Fasciatie der aren, bracteeën aan den steel, gesteelde zijrosetten en andere afwijkingen komen in dit ras niet zelden voor.

Men kan dit ras één of meerjarig kweeken, in den tuin of in een broeikas zaaien en al of niet verspeenen. Daarvan hangt de zwaarte der planten en de graad van vertakking der aren echter in hooge mate af.

Ranunculus bulbosus pleiopetalus. Het ras, waarvan ik in 1892 de kunstmatige verandering van een halve Galton-curve in een nagenoeg symmetrische curve heb bestudeerd[25]), heb ik sedert aangehouden, doch slechts op kleine schaal. Het vertoont ook andere afwijkingen, zoo b. v. adnatie der zijbloemstelen aan hun draagtak[26]), en wel in omstreeks 2 % der individuen. Het aantal bloembladeren, gemiddeld 9–10, stijgt gemakkelijk tot 15 en 16, in enkele bloemen tot 20 en daarboven; het hoogste aantal, dat ik in ééne bloem telde, bedroeg 31. Individuen met uitsluitend vijftallige bloemen schijnen in dit ras niet meer voor te komen.

Solanum nigrum chlorocarpum Spenn. Deze variëteit, o. a. door Koch in zijne Synopsis Florae Germanicae et Helveticae vermeld en gekenmerkt door bessen, die in volkomen rijpen toestand geelgroen zijn, schijnt bij ons te lande niet zeldzaam te zijn en zich uiterst gemakkelijk met de soort zelve te kruisen.

Ik verkreeg haar uit zaad, dat ik in 1888 bij Hilversum verzamelde, en heb haar in zeven achtereenvolgende generatiën gekweekt. Uit zaad van geïsoleerde groenbessige exemplaren schijnt zij volkomen constant te zijn en geen atavisten te geven, doch mijne culturen waren meestal niet omvangrijk genoeg om hierover een definitief oordeel uit te spreken.

Men kan de bessen sappig of droog bewaren en het zaad in den tuin of in den broeikas zaaien; in het laatste geval krijgt men uiterst forsche planten, soms van bijna een meter hoogte.

Trifolium pratense quinquefolium. Het klaverblad van vieren is wel is waar niet zoo uiterst zeldzaam, toch biedt eene cultuur, waarin deze afwijking in honderden van bladeren gezien wordt, steeds een merkwaardigen aanblik. Bij selectie blijkt echter de plant een bepaalde voorliefde voor vijfschijvige, dus symmetrisch gebouwde bladeren te hebben, deze zijn, ten minste in mijn ras, bijna altijd veel talrijker dan de vierschijvige. Ook zes-en zeven-

schijvige bladeren komen voor, de eerste asymmetrisch en zeldzaam, de laatste symmetrisch en, waarschijnlijk daarom, menigvuldiger. Een hooger aantal bladschijven vond ik niet, tenzij aan mediaan gededoubleerde bladeren, die b. v. op elk der beide toppen van een gespleten bladsteel tot zeven bladschijven dragen kunnen.

Mijn ras, dat in 1886 aangevangen is en waarvan ik thans de achtste generatie kweek, schijnt geen individuen zonder vier- of vijfschijvige bladerem meer voort te brengen; het draagt van tijd tot tijd enkele gevinde bladeren, enkele bladbekers[27]) enz.

Het eerste blad na de cotylen is bij klaversoorten enkelvoudig. In mijn ras is het drie- of meerschijvig; individuen met een 1–2 schijvig eerste blad worden steeds als zaaddragers verworpen.

Ik hoop weldra in de gelegenheid te zijn, mijne onderzoekingen over dit ras uitvoerig mede te deelen.

Veronica longifolia fasciata. Deze door de onderzoekingen van Dr. Nestler bekend geworden plant[28]) is tevens de eenige soort, aan welke men de zoo merkwaardige bekervormige of ring-fasciatiën kan bestudeeren, zonder daarbij geheel van het toeval afhankelijk te zijn[29]). Het is daartoe slechts noodig haar bloemstengels bij duizenden te kweeken. De fasciatie is erfelijk[30]) en in mijn proeftuin reeds in de vijfde generatie aanwezig.

Mijn ras is blauwbloemig, doch waarschijnlijk een bastaard van de blauwe soort met de witte variëteit, het geeft uit zijn zaad nagenoeg voor $^1/_4$ witbloemige individuen.

---

1) Dr. A. Nestler, Untersuchungen über Fasciationen. Oesterr. Bot. Zeitsch. 1894, mit Tafel IV. Dezelfde: Ueber Ringfasciationen, in Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. März 1894, met 2 platen.

2) Dr. J. Pohl, Ueber Variationsweite bei *Oenothera Lamarckiana,* in Oesterr. bot. Zeitschr. 1895, n° 5 u. 6.

3) Masters: Vegetable Teratology, p. 88, fig. 40.

4) J. Sachs, Physiologische Notizen, in «Flora».

5) Over de inrichting van proeftuinen zie men o. a mijn opstel over Proeftuinen voor Selectieproeven, in Album der Natuur 1896.

6) Van mijne *steriele Maïs* (*Opera V,* blz. 150 en 203) kan ik tot mijn leedwezen geen zaad voor ruil aanbieden. Eensdeels is de kans op eene herhaling van het verschijnsel daartoe te gering en anderendeels was mijn zaadoogst in de laatste jaren niet rijkelijk.

7) Over de erfelijkheid der fasciatiën, *Opera V,* blz. 448, en Over de erfelijkheid der synfisen, ibidem blz. 515.

8) Eine zweigipflige Variationscurve, *Opera V,* blz. 558.

9) *Opera V,* blz. 445.

10) Sur les courbes galtoniennes des monstruosités, *Opera V,* blz. 570.

11) Ueber die Erblichkeit der Zwangsdrehung, *Opera V,* blz. 159, en Monographie der Zwangsdrehungen ibidem op blz. 232.

12) Over andere gevallen van klemdraai zie men, behalve mijne monographie, ook *Opera V,* blz. 206 en 407.

13) *Opera V,* blz. 448.

14) Cijfervoorbeelden hiervoor vindt men in «Eine Methode, Zwangsdrehungen aufzusuchen», *Opera V,* blz. 482.

15) *Opera V,* blz. 571.

16) Penzig, Teratologie, II, p. 197.

17) J. H. Wakker, Eenige mededeelingen over pelorien, in Nederl. Kruidk. Archief, T. V, 1889, met Plaat X.

18) Gaertner, Bastard-Erzeugung, blz. 287.

19) E. Millardet, Notice sur l'hybridation sans croisement. Mém. de la Soc. de Sc. phys. et nat. Bordeaux, T. IV, 1894.

20) Sur l'introduction de l'*Oenothera Lamarckiana* dans les Pays-Bas., *Opera IV,* blz. 579.

21) Over continue variatie bij *Oenothera Lamarckiana* en bij andere plantensoorten vergelijke men ook:

Ed. Verschaffelt. Ueber graduelle Variabilität von pflanzlichen Eigenschaften, in Berichte d. d. bot. Ges. XII, 1894, blz. 350. — Bot. Jaarboek, VII, 1895, blz. 127.

Ed. Verschaffelt. Ueber asymmetrische Variationscurven, ibidem, XIII 1895, blz. 348. — Botan. Jaarboek, VIII, 1896, blz. 159.

Ed. Verschaffelt. Correlatieve variatie bij planten, Botanisch Jaarboek, VIII, 1896, blz. 92.

22) Julius Pohl. Ueber Variationsweite von *Oenothera Lamarckiana,* in Oesterr. bot. Zeitschrift, Jahrg. 1895, n° 5 en 6, Plaat X.

23) Zie de litteratuur in *Opera V,* blz. 442. De erfelijkheid der fasciatie voor deze soort werd reeds medegedeeld in *Opera V,* blz. 576.

24) Zie Penzig, Teratologie, II, p. 252.

25) Les demi-courbes Galtoniennes comme indice de variation discontinue, *Opera V,* p. 494.

26) *Opera V,* blz. 521; Plaat II, fig. 12.

27) *Opera V,* blz. 534.

28) Dr. A. Nestler. Untersuchungen über Fasciationen, Oesterr. Bot. Zeitschr., 1894, mit Tafel IV.

Dr. A. Nestler. Ueber Ringfasciation. Sitzungsber. d. K. Akad. Wien, März 1894, blz. 153, Plaat I en II.

29) Zie ook: Sur un spadice tubuleux du *Peperomia maculosa, Opera V,* blz. 222.

30) *Opera V,* blz. 454.

MONSTRUOSITÉS HÉRÉDITAIRES

offertes en échange aux Jardins Botaniques.

Depuis que les monstruosités végétales se sont montrées héréditaires, il est évident qu'il est possible de les cultiver régulièrement dans les jardins botaniques. Pour réaliser cette idée on n'a besoin que de pouvoir se procurer leurs graines. Plusieurs fois déjà j'ai reçu des demandes de graines du *Dipsacus sylvestris torsus* et d'autres formes monstrueuses*).

Il me semble qu'il serait utile de joindre ces demandes et ces envois à l'échange de graines, qui se fait annuellement entre les jardins botaniques du monde entier. Les demandes alors seront si faciles, qu'on peut espérer une introduction bien générale de ces cultures intéressantes dans les jardins.

Quand les monstruosités concernent des espèces un peu grandes, quand elles sont bien voyantes et cultivées en nombre suffisant, elles attirent toujours les regards et l'intérêt des visiteurs, aussi bien des botanistes que des amateurs. A ce point de vue les tiges tordues du *Dipsacus sylvestris* peuvent être citées en première ligne, mais il en est de même pour les tiges fasciées et les rosettes élargies de *Crepis*, d'*Aster*, de *Picris* et d'autres espèces.

D'un autre côté leur culture est largement justifiée par leur intérêt scientifique. Les recherches de M. Nestler sur les crêtes de végétation des fascies et sur les fascies annulaires ou en forme de coupe[1]), celles de M. le Prof. Pohl sur les causes de l'unisexualité de certaines variétés d'*Oenothera Lamarckiana*[2]) ont démontré qu'il y a ici un vaste champ d'exploration pour les recherches morphologiques. Les rapports entre la tricotylie et la phyllotaxie normale sont encore à élucider, la même remarque s'applique à la syncotylie. Les rapports entre la syncotylie et l'amphicotylie (formation d'ascidies diphylles par les cotylédons) sont dans le même cas. Les matériaux ne manquent pas; les tricotyles et les syncotyles passent annuellement entre mes mains par milliers, les tétracotyles au moins par centaines, mêmes les pentacotyles ne manquent pas. Quelle différence entre la Tératologie ordinaire et la Tératologie expérimentale! La feuille (apparemment) terminale, si célèbre, d'une *Gesnera* figureé par Morren[3]), sur laquelle Sachs a basé récemment de si intéressantes

---

*) Les notes auxquelles on est renvoyé dans le texte français se rouvent, sous les numéros correspondants, à la suite du texte hollandais pages 14-15).

considérations[4]), est un cas unique et par ce fait comme à l'abri de toute recherche anatomique ou embryologique. Mais dans ma race d'*Antirrhinum majus* ce cas se présente souvent par dizaines, combiné à des synfises foliaires, à des ascidies et à toute sorte d'autres variations. La recherche des causes de la position terminale aurait évidemment beaucoup de chances de succès, si elle pouvait être entreprise avec de tels matériaux.

La signification des monstruosités pour l'étude physiologique de l'hérédité est maintenant généralement reconnue; il serait superflu d'insister sur ce point.

Toutes ces causes m'ont amené à joindre au catalogue annuel des graines récoltées dans le jardin botanique d'Amsterdam une section destinée aux graines de races monstrueuses que je cultive depuis une série d'années et d'offrir ainsi leurs graines à tous ceux qui voudront bien en essayer la culture. Ma liste comprend environ vingt espèces, car toutes mes races ne sont pas propres à être offertes. J'espère cependant pouvoir graduellement élargir cette liste.

Dans le présent article je me propose d'exposer quel degré de développement est atteint par ces races à présent et ce qu'on est donc en droit d'attendre d'elles. En général les vraies monstruosités ne sont que partiellement héréditaires et on ne peut compter ordinairement que sur un tiers des individus pour la répétition du phénomène. Souvent ce chiffre peut être augmenté par une bonne sélection et une culture intensive; au contraire il est toujours très-sensible à un traitement moins soigneux.

Je n'ai pas l'habitude de semer annuellement toutes mes races. Mais je conserve mes graines dans des flacons à chaux, où leur degré de sécheresse est constamment contrôlé par des morceaux de papier au chlorure de cobalt, qui restent bleus dans mes flacons mais tournent au rose dans l'air ordinaire.

Le pouvoir germinatif de mes graines ne diminue pas sensiblement pendant 4 à 5 années; j'ai eu souvent l'occasion de m'en assurer et d'en profiter pour des expériences sur des races délaissées depuis plusieurs années. Il est donc tout-à-fait indifférent de semer des graines conservées ou des graines nouvellement récoltées.

La plupart de mes monstruosités peuvent être semées en place. Elles aiment une bonne exposition, beaucoup d'espace et beaucoup d'engrais, surtout d'engrais azotique (p. ex. cornes de bœuf broyées)[5]). Pour plusieurs d'entre elles il faut déja faire attention à leurs caractères lors du premier éclaircissement, pour ne pas arracher les bons étalons et laisser croître les atavistes. En beaucoup de cas, il est

bon de semer et de repiquer sous verre et de ne mettre en place que de jeunes plantes bien vigoureuses, aux mois de mai ou de juin.

En dehors de la liste suivante j'enverrai volontiers des graines de plusieurs races cultivées par moi, si on veut bien me faire parvenir la demande au moins une saison entière auparavant. De même pour les demandes d'échantillons de graines plus grandes que les portions usuelles[6]).

Aster Tripolium fasciatus. Quoiqu'elles ne soient pas mentionnées dans la Tératologie de M. Penzig, ces fascies sont souvent bien larges et bien belles. Ma race provient d'un individu à tige très-aplatie trouvé en graines aux environs d'Amsterdam dans l'été de 1890[7]). Cette plante était bisannuelle; depuis je cultive ma race comme annuelle. En 1895 j'avais la sixième génération, qui était riche en fascies comme la cinquième. Leur nombre atteignit en 1894 environ la moitié, en 1895 même les trois-quarts de toute la culture. Plusieurs tiges avaient une largeur de 2–3 cm; quelques-unes même de 4–6 cm. Cylindriques à leur base, elles s'aplatissent de plus en plus vers le sommet. En longueur elles ne perdent que peu; des fascies de 1 et 1,5 mètre ne sont pas rares.

Si on cultive la plante comme bisannuelle, l'élargissement se voit déjà dans les rosettes.

Semer tard et avec peu d'engrais donne des plantes bisannuelles, p. ex. semer en juillet. Pour les avoir annuelles je sème sous verre en mars, repique en avril et ne mets en place qu'en mai. Les jeunes plantules sont répiquées, dès qu'elles ont deux feuilles au dessus de leurs cotylédons, dans des godets en ajoutant un fort engrais et une bonne dose d'amendement azotique.

Chrysanthemum segetum fistulosum. Les fleurs ligulées sont transformées en de longs tubes cylindriques, parfois fendus à leur sommet. Penzig fait mention de ce cas pour le *Chrysanthemum Leucanthemum var: tubuliflora* Tenney et l'*Helianthus annuus var. fistulosa* (Tératologie II p. 76 et 68). Il est bien connu pour un certain nombre de Composées cultivées; pour notre espèce la monstruosité ne parait pas encore avoir été remarquée.

Dans un semis de graines provenant de divers jardins botaniques je rencontrai en 1895 quelques individus, qui présentaient cette anomalie; et entre eux il en était un qui la montrait sur tous les capitules et dans toutes les fleurs ligulées. Je l'ai transplanté au milieu de la floraison et l'ai éloigné du reste de la culture. Il a produit entre 40 et 50 capitules, tous complètement fistuleux.

Je récoltai séparément les graines des capitules qui avaient fleuri

après l'isolement. Elles me donnèrent 162 individus, dont plus de la moitié, environ 64 %, répétaient la monstruosité dans toutes les fleurs ligulées. J'arrachai les autres et je privai les porte-graines de toutes leurs fleurs, pour ne pas avoir à craindre l'influence d'une pollinisation ataviste dans la récolte de mes graines. Les fleurs s'ouvrant après cette opération donnaient une récolte abondante (environ 60 cc. de graines).

On peut s'attendre à ce que les plantes provenant de ces graines répéteront la monstruosité au moins pour la moitié, peut-être toutes.

Qu'il me soit permis de noter ici que j'ai réussi à isoler une race à capitules à 21 rayons en moyenne et à compléter ainsi une expérience sur le dédoublement de notre espèce en deux races (à 13 et à 21 rayons) décrite ailleurs[8]).

Crepis biennis fasciata[9]). Le nombre des individus fasciés était dans les 3e–5e générations de 24–40 %. La sixième génération, 1895–1896, n'était composée que de très-peu de plantes, dont la plupart avaient déjà dans leur rosette le centre élargi, et dont quelques-unes produisirent des tiges de 4–7 cm de largeur. Mais la récolte des graines échoua totalement.

Pour connaître la courbe galtonienne de cette monstruosité[10]) je semai en 1894 les graines d'une belle fascie de 1890 (3e génération). J'avais conservé les graines comme je l'ai décrit à la page 2; elles germaient aussi nombreuses et aussi vigoureusement que le meilleur échantillon de graines nouvelles. La courbe était dimorphe; le premier sommet était celui des atavistes, le second correspondait aux tiges aplaties de 8–9 cm de largeur. La fascie la plus large avait 20 cm de largeur.

J'ai arraché toutes les tiges aplaties au commencement de la floraison pour les mesurer. J'épargnai quelques atavistes, après les avoir privés des fleurs qui auraient pu être fécondées par les héritiers de la monstruosité. Ils donnaient une abondante récolte de graines, dont on peut espérer qu'une grande partie répètera l'anomalie après avoir été semée. J'ai fait une expérience de contrôle et j'ai trouvé environ 20 % de rosettes fasciées sur une culture de 300 individus. J'offre ces graines, qui sont à plus d'un point de vue meilleures que celles des tiges fasciées.

Ma race de *Crepis biennis fasciata* est strictement bisannuelle. Elle est très-sensible aux amendements azotiques, qui augmentent le nombre des rosettes élargies (p. ex. en 1895 jusqu'à 85 %) mais diminuent notablement la chance de passer l'hiver sans pertes.

Dipsacus sylvestris torsus. Ma race provient de deux individus tordus, qui ont fleuri en 1885 dans mon jardin[11]). Elle est strictement bisannuelle et donne ordinairement 30–40 % d'individus, dont l'arrangement des feuilles centrales des rosettes en spirale trahit déjà après le premier été l'aptitude à produire des tiges tordues. En 1896 j'ai récolté les graines sur les individus de la sixième génération. Dans chaque génération les porte-graines ont fleuri isolément.

Cette race a déjà été cultivée dans plusieurs jardins botaniques. En premier lieu j'en ai envoyé des graines, dans l'hiver de 1889, au jardin botanique de Berlin. Les plantes y ont fleuri en 1891 et le catalogue des graines de cette année en a offert les graines. Elles y sont nommées séparement pour les individus tordus, les individus ternés et ceux à feuilles fendues. Dans l'hiver de 1891 j'envoyai des graines à M. le Prof. Le Monnier, à *Nancy*, qui en a eu, sur une culture d'environ 500 individus, 25–30 % de rosettes spiralées, 60–65 % de rosettes à verticilles ternaires et seulement quelques plantes absolument normales.

Depuis, j'ai envoyé mes graines à divers jardins botaniques. La culture est très aisée, mais la plante est toujours bisannuelle. Elle a besoin de beaucoup d'espace (p. ex. 50 × 50 cm pour chaque individu). On sème en avril; si on sème plus tard la chance d'avoir des tiges tordues diminue rapidement. En hiver on sélectionne les rosettes spiralées et on les transplante, au besoin, au mois d'avril de la deuxième année. Seulement on doit avoir soin de laisser les racines aussi intactes que possible[12]).

Geranium molle fasciatum. Très intéressant par la structure sympodiale des tiges, ce qui restreint l'élargissement à quelques entrenoeuds au milieu de la tige. Ces divisions portent alors à leur sommet des fleurs et des fruits aplatis et dédoublés, qui méritent bien une étude approfondie. Car elles montrent une préférence si évidente pour les chiffres 5, 10, 15, 20 etc., qu'on peut s'attendre à trouver une courbe à plusieurs sommets pour leur polymérie. Des matériaux très riches pour ces sortes de recherches peuvent être cultivés sur un espace limité[13]).

Geranium molle n'exige, pour compléter sa vie, qu'une année. Mais cette année commence en juin, lorsque les graines mûrissent. Elles germent aussitôt et forment des rosettes qui donneront des fleurs au printemps prochain. Si on sème plus tard, on aura des individus plus petits; si on sème en avril ou en mai les rosettes deviennent bien grandes, mais ne supportent pas l'hiver.

En 1894–95 j'ai cultivé la sixième génération, qui était, comme la précédente, riche en fleurs et en fruits élargis. Elle donna beaucoup de graines, dont je n'ai cependant pas fait de semis en 1895 et 1896.

Helianthus annuus syncotyleus. J'ai décrit la syncotylie, si constante dans cette race, dans volume V, p. 506. Des individus dont les graines donnent 90 % et plus de syncotyles ne sont pas du tout rares. La syncotylie se présente à tous les degrés, souvent la synfise étouffe la plumule et la plante reste sans tige, ou celle-ci ne peut se développer qu'à l'aide d'une libération artificielle. Parfois les cotyles forment de belles ascidies diphylles. Jamais les atavistes ne manquent, quoique leur nombre puisse être réduit à des limites bien restreintes. Seulement leurs graines reproduisent la syncotylie presque sans affaiblissement.

L'influence de la syncotylie sur la phyllotaxie dans la base de la tige est très-manifeste, souvent très-grande. Je n'ai fait qu'effleurer ce phénomène dans mon article cité, mais il mérite bien une étude plus approfondie.

Avec la syncotylie d'autres anomalies se trouvent souvent dans ma race, par exemple la synfise des feuilles, notamment sur les rameaux faibles, la syncarpie, la synfise des fruits avec leurs bractées, la fasciation etc. Sans doute elles se laisseraient aisément fixer par la sélection et donneraient ainsi les matériaux pour de nouvelles études.

En 1896 j'ai récolté en abondance les graines de la neuvième génération.

Des plantules tricotyles, quoique bien connues pour l'*Helianthus annuus* (Penzig, Tératologie, II p. 68), et que j'ai rencontrées moi-même dans d'autres races de cette espèce, manquent jusqu'à présent absolument dans ma race syncotyle.

Helichrysum bracteatum tri-et tetracotyleum. Une terrine, dont environ la moitié des jeunes plantules portent 3 ou 4 cotylédons, fait un effet bien curieux. Ces cotylédons sont ordinairement étroits, souvent seulement fendus à leur sommet. Sur des milliers de plantules on rencontre quelques rares individus à cinq cotylédons. On pourrait déterminer la relation entre le nombre des tri- et celui des tétracotyles et la comparer aux lois de la probabilité. De même l'influence de ces anomalies sur la phyllotaxie mérite d'être étudiée.

Quand on détermine le nombre des individus tricotyles dans un échantillon de graines obtenu par achat ou par échange on n'en trouve ordinairement que de rares sur plusieurs milliers de graines.

Bien rarement quelques-uns sur cent individus. Dans ces derniers cas on a une bonne chance que ces variantes donneront, dans leurs graines, un nombre relativement beaucoup plus grand de tricotyles et on pourra s'attendre à pouvoir en tirer une race tricotyle[14]).

Au printemps de 1895 j'achetai des graines d'*Helichrysum bracteatum*, je les fis germer et je transplantai les tricotyles sur une platebande, en détruisant toutes les autres. Parmi ces tricotyles il y en avait un dont les graines récoltées séparément contenaient 41 % de tri- et de tétracotyles. J'en semai en 1896 et j'en cultivai environ cent individus tri- et tétracotylés, mais je ne réussis pas encore à dépasser sensiblement le chiffre cité. Dans mes graines on peut compter sur 20--30 % d'individus abnormaux.

Hypochoeris glabra adhaerens. Les rameaux supérieurs de cette forme sont de temps en temps soudés à la tige qui les porte. Cette soudure peut être complète ou incomplète à divers degrés; dans le premier cas les deux capitules ne paraissent en former qu'un seul, aplati et élargi. J'ai décrit et figuré ces différents degrés dans le volume V, p. 507 et Planche I. En 1894 la septième génération produisit environ 64 % d'individus monstrueux.

En 1895 je cultivai la huitième génération en nombre assez considérable, vu que j'en ai vu fleurir plus de 300 pieds. Mais le nombre des individus à synfise n'était que de 32 %. Ce fait rend bien évident l'influence de la culture sur la fréquence de la monstruosité. Sur les pieds à synfise ordinairement un seul rameau montre cette anomalie, rarement il y en a deux et encore plus rarement trois. Leurs nombres relatifs étaient 25 %, 6 % et 1 %, en somme 32 %, le nombre cité plus haut. La tige centrale ne montre l'anomalie que dans 3 % des individus.

Je recommande cette race particulièrement pour l'étude des courbes galtoniennes des monstruosités[15]).

Je n'ai pas répété le semis en 1896.

Linaria vulgaris perlutescens, caractérisé par le manque absolu de la couleur orangée dans la corolle, laquelle en conséquence est uniformément jaune.

J'ai rencontré cette forme dans les dunes près de Beverwijk, en Hollande, mais je n'avais pas l'occasion d'emporter plus que quelques rameaux fleuris.

Je me décidai à transporter la race dans mon jardin au moyen de ceux-ci, plus pour la méthode que pour la curiosité bien insignifiante de la race. Depuis des années je possédais une forme que j'avais obtenue par le croisement de trois types, savoir

a) la forme à quelques rares fleurs péloriées,
b) la forme à catacorolle[16]),
c) la forme tricalcaire (à trois épérons).

J'avais trouvé les deux premières près de Hilversum et reçu la troisième de Mr. Wakker, qui l'avait recueillie à *Baarn*[17]). Ma race croisée montre de temps en temps toutes les trois anomalies nommées. J'en ai fécondé deux plantes par le pollen des fleurs toutes jaunes, en extirpant leurs étamines avant la maturité sexuelle.

Les hybrides provenant de ces graines avaient sans exception, sur environ 150 individus, des fleurs à labelle orangé. J'en récoltai les graines, je les semai et j'élevai environ 600 individus de cette deuxième génération. Environ 80 % avaient le labelle orangé, environ 20 % avaient les fleurs tout-à-fait jaunes. Ces derniers individus furent isolés, cependant sans beaucoup de soins, et donnèrent une bonne récolte de graines.

On peut s'attendre à ce que ces graines produiront largement la forme *perlutescens* et en outre de temps en temps des fleurs péloriées, à catacorolle et à trois éperons.

Il vaudrait sans doute la peine d'isoler de ces semis des races jaunes de ces trois formes, bien isolées et bien fixées. Je serais bien content si un de mes correspondants voulait se vouer à ces expériences, vu que je suis engagé moi-même dans une autre direction pour cette espèce (la fixation de la forme à fleurs toutes péloriées) et qu'il est toujours un peu dangereux de cultiver plus d'une variété de la même espèce.

Il résulte de notre expérience le principe, qu'on peut transporter une variété rencontrée par hasard en n'en cueillant que les fleurs, et en fécondant, par leur pollen, des plantes de son jardin appartenant à la même espèce. Seulement il ne faut pas s'attendre à voir se reproduire la variété dans la première génération hybride; elle ne se manifeste, au moins souvent, que dans la seconde. On retrouvera le même fait dans la description de la *Lychnis diurna glabra*.

Malheureusement il semble que la *Linaria vulgaris* est presque tout-à-fait stérile par son propre pollen.

Lychnis vespertina glabra. Au mois d'août de 1888 je récoltai des graines de *Lychnis vespertina* aux environs d'Hilversum. Quelques-unes des plantes qui en provenaient l'année suivante étaient tout à-fait dépourvues de poils. Je les ai isolées et au cours de quelques années la forme glabre s'est montrée tout-à-fait constante. Elle semble ne plus produire des atavistes ou au moins en produire très-rarement.

Des traces de poils se voient cependant par ci par là, surtout sur les plantules toutes jeunes. Ce point mérite d'être étudié plus amplement.

J'ai croisé cette forme avec la *Silene noctiflora*. Les hybrides ont tous le type pur de *Lychnis vespertina*, comme Gaertner l'a décrit pour la *Lychnis diurna* × *noctiflora*[18]) et comme Millardet l'a trouvé pour ses curieux hybrides de fraisiers[19]). Mais les hybrides *Lychnis vespertina glabra* × *noctiflora* sont toujours pubescents, et cela avec les poils de la *Lychnis vespertina* et non avec ceux de *Silene noctiflora*. Ce fait contribue à élucider la question des caractères latents et de leur reproduction par le croisement et mérite bien pour cette cause d'être étudié.

L'hybride *Lychnis vespertina glabra* × *noctiflora* ne reproduit pas, dans les générations suivantes, les deux formes ancestrales, mais seulement le type glabre de la *Lychnis vespertina* à côté du type pubescent de cette espèce.

Lychnis diurna glabra. J'ai produit cette variété en croisant la *Lychnis vespertina glabra*, décrite dans le paragraphe précédent, avec la forme ordinaire de *Lychnis diurna*. Par une sélection ultérieure elle est retournée totalement au type de cette dernière espèce, sauf le manque de poils. Mais comme la *Lychnis diurna* est elle-même bien variable et notamment comme elle produit de temps en temps des fleurs blanches, il n'est pas surprenant que la race nouvelle produise de temps en temps, sur des centaines d'individus, quelques déviations.

Pour la culture ordinaire ma race est assez constante, elle donne largement des graines.

Mon expérience démontre comment on peut transférer le manque ou plutôt le récèlement d'une propriété d'une espèce sur une autre et elle donne par là un nouvel argument pour la thèse principale de la Pangénèse, que les qualités héréditaires semblables sont liées, chez des espèces différentes, aux mêmes éléments matériels.

J'ai commencé cette expérience en 1892. J'ai semé les graines de *Lychnis diurna* et de *Lychnis vespertina glabra* les unes à côté des autres. Je choisis au commencement de la floraison les plus beaux individus femelles de *Lychnis diurna*, qui en représentaient le type le plus exactement, et j'arrachai tous les autres, aussi bien les femelles que les mâles. Mes porte-graines dépourvus de leurs fleurs et de leurs jeunes fruits ne pouvaient désormais être fécondés que par l'espèce voisine. Ils donnèrent une récolte relativement très-riche.

De leurs graines j'eus en 1893 les hybrides. Ils étaient tous pubescents et avaient bien plus l'aspect de la *Lychnis diurna* que celui de la *Lychnis vespertina.* La couleur des fleurs variait beaucoup, tout comme dans l'espèce-mère. J'ai fécondé artificiellement les plus beaux individus à fleurs bien rouges, avec le pollen d'autres plantes tout aussi typiques, et ne semai en 1894, pour continuer ma race, que de ces graines.

Le semis de 1894 était pour les $^2/_3$ pubescent et pour $^1/_3$ dépourvu de poils. La propriété recherchée se reproduisit donc dans la deuxième génération, après avoir été invisible dans la première. J'avais dons réussi à transplanter le manque ou du moins le manque apparent de poils d'une espèce sur une autre. Je choisis comme porte-graines et comme porte-pollen les individus appartenant le plus typiquement à l'espèce *diurna* et portant les fleurs les plus rouges. J'ai exécuté la fécondation moi-même, en excluant comme toujours les visites des insectes.

Voici donc, pour 1894, la première génération de la *Lychnis diurna glabra.* En 1895 et en 1896 j'en eus la 2e et la 3e génération; la variété se montrait sensiblement constante et pure, elle parait ne dévier que de temps en temps par de rares individus à fleurs blanches, mais toujours dépourvus de poils.

Je cultive ma race comme annuelle en arrachant simplement les rosettes bisannuelles. Je sème en avril, sur place, avec un fort amendement azotique. En semant sous verre dans des terrines on peut avoir des plantes plus luxuriantes, mais du reste semblables. La même culture est appliquée à la *Lychnis vespertina glabra.*

Oenothera Lamarckiana nana. Cette forme naine s'est produite dans mes semis et s'est montrée bien constante, depuis que je l'ai isolée. En semant dans le jardin, les plantes atteignent environ la moitié de la hauteur des pieds de l'espèce elle-même; en semant sous verre et en repiquant on peut les tenir très-petites, mais elles portent pourtant une grappe à grandes fleurs. Des individus fleuris de 20 à 30 cm de hauteur sont très-communs. Elles grainent librement.

Toutes mes graines sont produites par des fécondations artificielles, exécutées par moi-même et en excluant les insectes.

C'est d'ailleurs de cette manière que j'obtiens toute la semence d'*Oenothera* dont j'ai besoin pour mes cultures. Une centaine d'individus sont fécondés artificiellement tous les ans. On ne devrait jamais semer des graines d'*Oenothera* dues à la fécondation par les insectes, si du moins les porte-graines n'ont pas été absolument

isolés. Les semis de graines ordinaires conduisent à toute sorte d'erreurs. Déjà Spach se plaignait de la variabilité de ces formes, notamment dans le sous-genre *Onagra*, mais si je puis me fier à mes propres observations, cette variabilité est tout-à-fait due à la fécondation libre par les insectes et au croisement des espèces cultivées côte-à-côte.

L'*Oenothera Lamarckiana* se rencontre chez nous à l'état subspontané[20]). L'exemplaire authentique de Lamarck se trouve encore dans l'herbier du *Muséum d'histoire naturelle* à Paris, où j'ai pu le comparer aux spécimens de ma culture, grâce à l'obligeance de MM. Poisson et Bonnet. J'ai pu m'assurer de l'identité complète de mon espèce avec la forme authentique[21]).

Oenothera Pohliana = *Oenothera Lamarckiana lata* ♀ × *O. L. brevistylis* ♂. Ma variété *lata* est exclusivement femelle, ma forme *brevistylis* purement mâle[22]). La première est survenue dans mon jardin d'expériences, la seconde y a été introduite d'Hilversum, et cela au moyen de pollen qui fut appliqué en 1893 sur des fleurs châtrées de mes cultures de la *Lamarckiana* typique. Comme je l'ai décrit pour la *Linaria* et pour la *Lychnis*, la première génération hybride n'a pas reproduit l'anomalie, qui ne s'est montrée que dans la seconde, en 1895.

En 1894 j'ai croisé ma race de *lata* par du pollen de *brevistylis*, obtenu d'Hilversum. Les graines qui en provenaient ont été semées en 1895. Elles ne produisirent pas de plantes *brevistylis*, mais beaucoup d'atavistes et quelques *lata*. J'ai fécondé celles-ci par le pollen des *brevistylis* de mon jardin, cités plus haut.

De ces graines est résulté la race hybride que je nomme *O. Pohliana*. Je la dédie à M. le Professeur Julius Pohl à Prague, qui a étudié en 1894, dans mon laboratoire, les causes anatomiques de la stérilité partielle des deux variétés-mères. On se rappelle qu'il a constaté que la stérilité des étamines de *lata* est causée par une hypertrophie de la couche interne de la paroi des anthères, et que la stérilité de l'ovaire de *brevistylis* est due à l'interception des tubes pollinaires par un petit ovaire secondaire et monstrueux dans la base du style.

D'ailleurs le nom *O. L. lata* × *O. L. brevistylis* est trop long pour l'usage pratique; et pour les recherches expérimentales il est bien préférable de le remplacer par un nom plus court.

En outre les *lata* et les *brevistylis* sont elles-mêmes des hybrides, vu qu'elles ne sauraient se féconder elles-mêmes. Ce n'est que dans ces dernières années que j'ai introduit le principe de ne les croiser qu'avec leurs propres atavistes, pour avoir une semence plus pure.

Pour cette cause le nom devrait être (*O. L. lata* × *O. L.*) × (*O. L.* × *O. L. brevistylis*) et même ce nom ne rend pas encore tout-à-fait l'origine de l'*O. Pohliana*.

L'*O. Pohliana* a produit en 1896 des individus *lata*, des individus *brevistylis* et des atavistes, environ dans la même proportion pour tous les trois. Pour obtenir des graines j'ai fécondé les *lata* par les *brevistylis*, en prenant les précautions déjà souvent citées. Je m'attends à ce que ces graines reproduiront les trois types.

On peut semer en place en avril, mais pas dru. En éclaircissant il faut faire attention aux indidus *lata*, qui peuvent être reconnus tout jeunes; la différence entre les atavistes et les *brevistylis* ne se manifeste que quelques semaines avant la floraison. Par une bonne culture et un fort amendement azotique la plupart des individus pourront fleurir la première année. En épargnant quelques rosettes on se réserve une seconde floraison pour l'année prochaine.

Je recommande cependant de semer en mars sous verre, dans une terrine, de repiquer et de mettre en place en mai-juin. Dans ce cas on aura des spécimens plus grands et plus beaux.

Papaver somniferum polycephalum, dit aussi *P. somnif. monstruosum*. Plante bien connue et commerciale et très-recommandable pour les expériences sur l'hérédité. J'ai obtenu ma race par la sélection en commençant par un individu à quelques carpelles superflus, trouvé dans une culture du pavot ordinaire.

Il sera peut être utile de réunir plus tard dans ma liste d'autres variétés et monstruosités bien connues, p. ex. la *Linaria vulgaris peloria*, la *Matricaria Chamomilla discoidea*, la *Datura Stramonium inermis*, etc.

Picris hieracioides fasciata. Les fascies de cette espèce ne sont pas rares. Pour la thèse de l'hérédité des fascies elles ont une signification particulière, parce que Godron, ayant semé les graines d'une telle fascie et n'en ayant vu provenir que des individus normaux, conclut que cette anomalie ne serait pas de nature héréditaire. Et cette opinion a trouvé plus de partisans qu'elle ne le méritait[23]).

Pour cette raison je me suis donné beaucoup de peine pour démontrer l'héridité des fascies dans cette espèce. Je suis parti d'une fascie trouvée avec des graines mûres, en 1889, près de Scheveningen, et dont je transplantai aussi la racine dans mon jardin. Ce n'est qu'en 1894 que je réussis à retrouver parmi les descendants de cet individu une tige aplatie. Elle porta des graines qui reproduisirent la monstruosité en 1895. C'était donc la troisième génération mon-

strueuse. En même temps le semis de 1894 donna des individus bisannuels dont quelques rosettes étaient en crête et se transformèrent plus tard en de très belles fascies.

Je n'ai pas semé cette espèce en 1896.

Plantago lanceolata ramosa. Cette forme produit des épis latéraux dans les aisselles des bractées à la base de l'épi normal. Leur nombre, ordinairement petit, peut parfois devenir très-grand[24]. Seulement il y a toujours un grand nombre d'épis simples. Le degré de développement de la monstruosité dépend en partie de la sélection des graines et pour une autre partie de la culture.

Ma race provient d'une plante qui fut trouvée en 1887 dans les environs d'Hilversum et transplantée dans mon jardin. L'anomalie s'est répétée durant six générations suivantes; à présent elle se trouve dans environ la moitié des individus. La plupart des plantes portent, par une bonne culture, 2–7 épis rameux, en supposant environ en tout 25 épis par plante. Une fois j'ai rencontré jusqu'à 32 épis composés sur un même individu.

D'autres anomalies ne sont pas rares dans ma race, p. ex. la fasciation des épis, des tiges à bractées, des rosettes caulescentes.

On peut cultiver cette race comme annuelle ou comme bisannuelle, semer en place ou en terrine. L'ampleur des individus et le degré de développement de l'anomalie des épis dépendent en grande partie de la culture choisie.

Ranunculus bulbosus pleiopetalus. Après avoir fait usage de cette race pour étudier la transformation d'une demi-courbe Galtonienne en une courbe bilatérale[25] je ne l'ai continuée qu'à une échelle beaucoup plus petite. Elle possède encore d'autres monstruosités, p. ex. la soudure des rameaux latéraux aux rameaux-porteurs, anomalie qui se montre dans environ 2 % des individus[26]. Le nombre des pétales, ordinairement de 9–10, s'augmente facilement jusqu'à 20 et plus; la fleur la plus riche que j'ai observée en possédait 31. Des individus à fleurs toutes pentamères semblent manquer absolument dans ma race.

Solanum nigrum chlorocarpum Spenn. Cette variété bien connue, mentionnée entre autres par Koch dans le Synopsis Florae Germanicae et Helveticae, est caractérisée par des baies qui restent vertes à l'état mûr. Elle semble ne pas être rare chez nous et se croiser très-aisément avec l'espèce.

Je l'ai obtenue de graines récoltées à Hilversum en 1888 et je l'ai étudiée durant sept générations successives. Par le semis de graines d'individus à baies vertes bien isolées elle paraît être complètement

constante et ne plus produire des atavistes, mais ma culture n'avait ordinairement pas l'amplitude nécessaire pour rendre cette conclusion bien sûre.

On peut conserver les baies fraîches ou sèches et semer en place ou sous verre; dans le dernier cas on peut avoir des individus très-forts, d'un mètre de hauteur et plus.

Trifolium pratense quinquefolium. Le trèfle à quatre folioles n'est, à la vérité, pas bien rare et pourtant une culture qui porte des centaines de cett' anomalie est toujours d'un grand intérêt. Par la sélection on s'aperçoit cependant que la plante a une prédilection bien prononcée pour les feuilles symétriques. Les feuilles à cinq folioles sont, du moins dans ma race, toujours beaucoup plus fréquentes que les quaternaires; de même les feuilles à sept folioles semblent se produire plus aisément que celles qui n'en ont que six. Ma race ne produit pas de feuilles à plus de sept folioles, à moins qu'on ne compte les rares feuilles à dédoublement terminal, entre lesquelles on en peut trouver qui, sur un pétiole fendu, portent deux groupes de sept folioles chacun.

Ma race, commencée en 1886, et dont je possède maintenant la huitième génération, ne semble plus contenir d'atavistes purs. Chaque individu produit au moins quelques feuilles à 4 et à 5 folioles. De temps en temps on observe des feuilles pennées, des ascidies[27]) etc.

La première feuille au-dessus des cotylédons est simple dans les trèfles ordinaires. Elle est ternaire dans ma race; la sélection se fait déjà à cet âge, les plantes à feuille primordiale simple ou double étant toutes exclues.

J'espère pouvoir donner bientôt une description plus détaillée de mes recherches sur cette plante.

Veronica longifolia fasciata. Cette monstruosité, bien connue par les recherches de M. Nestler[28]), est en même temps la seule espèce sur laquelle on puisse étudier le phénomène si curieux des fascies annulaires, sans dépendre totalement du hasard[29]). On n'a besoin, dans ce but, que de cultiver les tiges florales par milliers, avec un fort amendement azotique. Les fascies sont héréditaires, j'en cultive maintenant la cinquième génération[30]).

Ma race produit des fleurs bleues, mais elle est probablement dérivée d'un hybride entre les formes à fleurs bleues et à fleurs blanches; les graines donnent environ pour un tiers des individus à fleurs blanches.

(Botanisch Jaarboek, uitgegeven door het Kruidkundig Genootschap Dodonaea te Gent, Bd. IX, 1897, p. 62.)

EEN EPIDEMIE VAN VERGROENINGEN.

(Avec un résumé en langue française).

Dat sommige vergroeningen door parasieten worden veroorzaakt en dat andere vegetatief erfelijk zijn en door stekken onbeperkt vermenigvuldigd kunnen worden, is bekend. Tusschen deze twee uitersten staan echter een lange reeks van gevallen, omtrent wier waren aard men nog steeds in het duister verkeert.

In de groene roos en den groenen *Pelargonium zonale* zijn de bloemen in rosetten van groene blaadjes veranderd, de groene *Dahlia* is bekend om het gemis van lintbloemen en de bladachtige ontwikkeling der bracteeën; deze gevallen blijven sedert vele tientallen van jaren, met geen of weinig atavisme, constant. Ook de Wheat-ear-Carnation (*Dianthus Caryophyllus imbricatus*), die in plaats van bloemen „aartjes" van groene bracteeën draagt[1]), schijnt door afleggers vermeerderd te kunnen worden.

In een aantal gevallen van vergroening werden parasieten aangetroffen en als hare oorzaak beschouwd. De voornaamste dezer parasieten behooren tot de Aphiden en tot het groote geslacht *Phytoptus*. In Schlechtendahl's lijst der Phytoptocecidiën worden o. a. genoemd de vergroeningen van *Trifolium procumbens* (No. 106), van *Torilis Anthriscus* (No. 105), *Euphorbia Cyparissias* (No. 37) en enkele andere[2]). Löw houdt de vergroeningen van *Daucus Carota*, *Orlaya grandiflora*, *Torilis*, *Trinia* en andere Umbelliferen voor gevolgen van het bezoek van *Phytoptus*, doch zegt niet, of hij de galmijten gezien heeft[3]). Omtrent de vergroende *Crepis biennis* zegt hij, dat de galmijten, die deze verandering bewerken, tamelijk groot zijn, zoodat men ze reeds bij zwakke vergrooting kan waarnemen[4]). Maar ofschoon ik herhaaldelijk vergroende exemplaren van deze soort, in 't wild gevonden of in mijn tuin gekweekt, onderzocht, mocht het mij niet gelukken den *Phytoptus* terug te vinden.

---

1) Braun, Tannenzapfen, Nov. Act. Acad. C. L. N. C., Vol. 15 Pars I (1831), Plaat 2, Fig. 3. Zie ook Masters, Vegetable Teratology, p. 372.

2) D. H. R. von Schlechtendahl, Uebersicht der Phytoptocecidien, Zeitschr. f. Naturw., Bd. LV, 1882, Heft 5.

3) Verhand. d. k. k. zool. bot. Ges., Wien 1878, S. 133.

4) l. c. 1881, S. 4.

Het beste bekend zijn de galmijten in de vergroeningen van *Lysimachia vulgaris*[1]), die bij ons haast even algemeen voorkomen als de plant zelve en wier aanwezigheid door oprolling en roodkleuring der bladranden zich reeds verraadt, vóór de vergroende deelen zelve zichtbaar worden. Vooral in Juni en Juli, tijdens de ontwikkeling der inflorescentie en de eerste ontplooiing van groene bloemen, trof ik hier den *Phytoptus* bij microscopisch onderzoek gemakkelijk aan, doch steeds in betrekkelijk gering aantal. Ik vond daarbij ook eieren, waaruit blijkt, dat de dieren zich op de vergroende plant vermenigvuldigen. Later schijnen de diertjes de planten te verlaten, waartoe zij zich waarschijnlijk aan vliegen en andere insecten vast hechten.

Zóó verspreiden zij zich en overwinteren dan in of aan de winterknoppen, zooals Thomas leerde[2]), aan wiens studien wij het meeste verschuldigd zijn van wat over de levenswijze van galmijten bekend is. Het schijnt dat de groei en de ontwikkeling der vergroende bloemen nog geruimen tijd, onder dezelfde misvorming kan voortgaan, nadat zij reeds door de parasieten verlaten zijn.

Uiterst leerrijk voor ons doel zijn verder de onderzoekingen van A. Nalepa[3]). In deze vindt men eene uitvoerige en nauwkeurige beschrijving der verschillende soorten van *Phytoptus* en verwante geslachten, begeleid door de noodige afbeeldingen. Voor elke soort wordt tevens de plant opgegeven, waarop zij voorkomt, en de misvorming, die zij te weeg brengt. Zoo bewerkt bv. *P. atrichus* de opgerolde bladranden van *Stellaria graminea*, *P. cladophthirus* de vergroende bloemgroepen van *Solanum Dulcamara*, *P. Nalepai* de bladblazen van *Hippophaë rhamnoides*, *P. genistae* de knopgallen van *Genista pilosa*, enz. Het valt daarbij op, dat elke soort van *Phytoptus* slechts voor eene plantensoort of voor enkele soorten van hetzelfde geslacht of van verwante geslachten wordt opgegeven. Men zou geneigd zijn, daaruit af te leiden, dat verschillende, niet of weinig met elkander verwante planten elkander niet zouden be-

---

1) C. Müller, Verhand. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg XIX, 1877, Sitzber. S. 105—113. Frank, Pflanzenkrankheiten, S. 691.

G. Hieronymus, 68e Jahresbericht der Schles. Ges. f. vat. Cultur, 1890, Ergänzungsheft S. 77.

2) A. W. Thomas, Aeltere und neue Beobachtungen über Phytoptocecidien, Zeitschr. f. ges. Naturw., Halle, Bd. 49, 1877, S. 329.

3) Prof. Alfred Nalepa, Neue Akten der Gattung *Phytoptus* und *Cecydophyes*. Denkschr. d. k. Acad. d. Wiss., Bd. 59, S. 525. Sitzung vom 7. Juli 1893. Verder verschillende verspreide verhandelingen over hetzelfde onderwerp.

smetten. Of ten minste, dat de hier beschrevene soorten specifieke zouden zijn, die dus eene algemeene epidemie, zooals ik die hier wensch te beschrijven, niet kunnen veroorzaken.

Aan de andere zijde verdient opgemerkt te worden, dat sommige monstrositeiten, door Nalepa aan bijzondere *Phytoptus*-soorten toegeschreven, eene zeer merkwaardige overeenkomst vertoonen met de verschijnselen, die in mijn proeftuin epidemisch optraden. Ik noem als voorbeeld vooral de vergroening der bloemen, opzwelling der bloemhoofdjes en het doen ontstaan van secundaire bloemhoofdjes, welke op *Cirsium arvense* door Nalepa's *Phytoptus anthocoptus* worden bewerkt, terwijl in mijn tuin dezelfde misvormingen op *Aster Tripolium* en *Madia elegans* werden gezien. Vergroende bloemen van *Scabiosa Columbaria* vermeldt Nalepa als veroorzaakt door *Ph. squalidus*, van *Trifolium arvense* door *Ph. plicator*. In mijn proeftuin droegen *Scabiosa Columbaria* en *Trifolium repens* somwijlen vergroende bloemen, zooals later vermeld zal worden.

Het komt mij dus voor, dat men bij vergroeningen zal hebben te onderscheiden tusschen die, welke door specifieke, en die, welke door algemeene parasieten veroorzaakt worden. De eerste zijn tot eene of eenige verwante plantensoorten beperkt, de laatste kunnen in tal van zeer uiteenloopende gewassen eene epidemie doen ontstaan. En wellicht kunnen verschillende Phytopten op dezelfde plant overeenkomstige vergroeningen te weeg brengen.

Maar verreweg het belangrijkst zijn voor ons de onderzoekingen van Peyritsch, daar zij voor bepaalde gevallen, door rechtsstreeksche inenting, de besmettelijkheid der vergroeningen bewijzen. Ik heb hier het oog op twee verhandelingen: in de eerste zijn de *Aphiden*, in de tweede de *Phytopten* de smetstof.

De bladluizen, die men in de vergroende exemplaren van verschillende soorten van *Arabis* aantreft en die ook in ons vaderland, in de duinstreek, zeer algemeen voorkomen, dienden Peyritsch voor zijne proeven[1]). Uit vergroende toppen van *Arabis arcuata* bracht hij de diertjes over op *A. hirsuta*, *A. Soyeri*, *A. ciliata*, *A. alpina*, *A. pumila* en *A. Turrita*. Al deze soorten bloeiden dien ten gevolge vergroend. Men behoeft daartoe slechts de bladluisjes op de jeugdige bloemtrossen te plaatsen, terwijl deze nog een aantal jonge bloemknoppen bezitten. Hoe jonger de knop aangetast wordt, des te sterker zal natuurlijk de vergroening kunnen zijn.

1) J. Peyritsch, Zur Aetiologie der Chloranthien einiger *Arabis*-Arten, Pringsh. Jahrb. f. Wiss. Bot., Bd. XIII (1882), S. 1.

Voor het tweede onderzoek gebruikte Peyritsch de galmijten, die in het voorjaar in gezwollen knoppen, zoo genoemde *Phytoptocecidien* van *Valeriana tripteris* gevonden worden[1]).

Deze Phytoptusknoppen werden eenvoudig op de toppen van jonge stengels van andere planten gelegd; de galmijten verspreidden zich dan van zelve op deze, zoodra zij de gal verlieten. Het bleek, dat volstrekt niet alle planten op hun prikkel door vergroening reageerden, dit geschiedde slechts bij vele Valerianeeën en in mindere mate bij eenige Crucifeeren. De vergroening en de daarmede gepaard gaande abnormaliteiten waren in enkele gevallen reeds na 12–14 dagen te zien, meestal echter eerst later.

In het voorjaar gelukt deze infectie zeer gemakkelijk, in den zomer en den herfst echter in 't geheel niet; het schijnt, dat deze soort van *Phytoptus* op de verschillende door haar vergroende planten niet kan overwinteren, maar daartoe wederom de *Valeriana tripteris* noodig heeft. Reeds in Mei is het voor deze proeven te laat.

Uit al deze waarnemingen mag men afleiden, dat verschillende soorten van planten door verschillende soorten van *Phytoptus* worden vergroend, maar dat een galmijt tijdelijk, en soms slechts in minderen graad, ook andere dan haar gewone voedsterplanten op deze wijze kan misvormen. En ook, dat zij daarbij bij voorkeur soorten uit dezelfde natuurlijke familie aantast.

Afgezien van de genoemde en enkele andere verhandelingen worden de vergroeningen in de literatuur gewoonlijk als monstrositeiten behandeld, over wier oorzaak men ter nauwernood vermoedens opgegeven vindt. Als monstrositeiten vallen zij in de groep der partieele variatiën, omtrent wier erfelijkheid men tot voor korten tijd ook nog in het onzekere verkeerde. Ook Penzig neemt in zijne Teratologie de vergroeningen op. En zoolang een volledige scheiding tusschen erfelijke en besmettelijke verschijnselen op dit gebied niet nauwkeurig vastgesteld en algemeen erkend zal zijn, zal het bezwaarlijk zijn, in een van beide groepen een helder inzicht te erlangen.

Toch acht ik de scheiding van alle besmettelijke ziekten uit de leer der erfelijkheid voor een eisch der wetenschap en leert mijne ondervinding, dat bij het kweeken van rassen en variatiën vergroeningen zich altijd anders gedragen dan deze en dus het afleiden van algemeene gevolgtrekkingen in hooge mate bemoeilijken. Te meer, daar het geenzins gemakkelijk is, in een gegeven geval scherpe

1) Sitzungsber. d. k. Akad. der Wiss. Wien XCVII Abth. 1, 1888.

kenmerken aan te wijzen, die tusschen erfelijkheid en besmettelijkheid kunnen beslissen, zoolang men den parasiet niet in handen heeft.

Dat vergroeningen in hooge mate van uitwendige invloeden afhankelijk zijn, is bekend. Nu eens worden zij aan het weder[1]), dan weer aan abnormale voeding toegeschreven[2]). Ook heeft men opgemerkt, dat zij in sommige jaren veel talrijker waren dan in andere[3]). Zoo was ook b. v. bij ons, zoo wel in tuinen als op velden en aan wegen rondom Amsterdam het jaar 1890 bijzonder rijk aan vergroeningen.

In mijne culturen zijn van den beginne af jaarlijks vergroeningen voorgekomen, nu eens aan deze, dan weer aan een andere soort. In sommige jaren waren zij talrijk en veroorzaakten zij, door het verlies van de zaaddragers, schade, in andere waren zij zeldzamer. Meestal verschenen zij pas laat in den nazomer, in September en October, zoodat zij dan voor de zaadoogst onschadelijk waren.

Herhaaldelijk heb ik getracht, macroscopisch en microscopisch parasieten te vinden, doch dit is mij tot nu toe niet gelukt. Vooral vergroende *Crepis biennis*, *Agrostemma Githago*, *Aster Tripolium* en *Dipsacus sylvestris* heb ik meermalen en in allerlei stadiën der vergroening onder het microscoop onderzocht, doch zonder resultaat. Ik heb daarom lang geaarzeld, vóór ik besloot, mijne waarnemingen aan anderen bekend te maken. En wanneer ik daartoe thans overga, dan geschiedt dit, omdat de groep van verschijnselen die ik in 1893 en 1894 waarnam, zoo geheel den indruk eener epidemie maken, dat ik aan de besmettelijkheid niet meer twijfelen kan, al heb ik den parasiet niet gevonden. Maar ik hoop en vertrouw, dat anderen hierin gelukkiger zullen zijn, en vlei mij met de gedachte, dat wellicht de kennis van de hier te vermelden feiten den weg daartoe eenigszins gemakkelijker te maken.

Ik durf niet te beweeren, dat alle verschijnselen van vergroening, die in mijn proeftuin opgetreden zijn, de werking van den zelfden parasiet zouden zijn. Integendeel, zoo er parasieten zijn, waren er in mijn tuin zeker meerdere soorten. Doch eene scheiding is voor als nog uit den aard niet mogelijk. Ik heb in den beginne meermalen vergroende planten naar mijn tuin overgebracht, met het doel om

---

1) Bv. Hanstein, Verh. naturh. Vereins d. pr. Rheinl. XXXI, 1874, p. 90; Engelmann, de Antholysi p. 57.

2) Moquin Tandon, Tératologie, p. 355, zie ook Conwentz, Act. Acad. C. Leopold, T. XI, 1878, p. 111.

3) Bv. 1854 volgens Kirschleger, Flora 1854, p. 545.

besmettingsproeven te nemen, doch daarbij nooit noemenswaardige resultaten verkregen. *Lysimachia vulgaris* plantte ik in Mei 1889 over van een vergroende groeiplaats; zij herhaalde het verschijnsel in geringe en afnemende mate in dat jaar en de volgende en bleef sedert gezond. Een aantal vergroende planten van *Rubus fruticosus* bracht ik 1888 in mijn tuin; zij hadden een eigenaardigen habitus met kortere takken en bleeker groene bladeren en behielden deze eigenschappen tot nu toe (Oct. 1894). Maar eerst in 1894 bracht een van hen een bloem met een grooten groenen kelk voort, zooals die op de oorspronkelijke groeiplaats gezien waren. Alle andere bloemen waren steeds normaal.

Vergroende *Trifolium repens* plantte ik herhaaldelijk in mijn tuin; zij bloeiden het volgende jaar soms normaal, soms echter zeer rijkelijk en fraai vergroend. Het zou mij niet verwonderen, zoo deze drie gevallen door andere *Phytoptus*-soorten veroorzaakt werden, als de gewone vergroeningen. Zoo zou ook de *Plantago major*, aan de lezers wel bekend door de belangwekkende studie van Dr. Costerus, allicht tot een bijzondere groep kunnen behooren[1]).

Eindelijk heb ik ook vergroende *Crepis biennis* en andere gewone soorten in den aanvang mijner culturen overgebracht, die dus wellicht den oorsprong der besmetting vormen. Thans roei ik vergroende planten bij voorkeur uit, ofschoon het niet vinden van den parasiet mij aan de doelmatigheid van dezen maatregel zeer doet twijfelen.

DE EPIDEMIE VAN 1893.

Terwijl in mijn proeftuin de vergroeningen in den regel laat verschijnen en zeldzaam blijven, traden zij in 1893 reeds in de maand Juli in zoo hevige mate op, dat mijn zaadoogst ernstig bedreigd werd en van enkele soorten (b. v. klemdraai van *Centranthus macrosiphon*) geheel verloren ging. Veel meer soorten dan ooit te voren werden daarbij aangetast, vele rassen dus, die in een cultuur van verscheidene jaren het verschijnsel nog nooit vertoond hadden.

Daar ik van alle verschijnselen in mijn proeftuin van den beginne af nauwkeurig heb boekgehouden, kan van deze epidemie eene volledige beschrijving worden gegeven, iets wat tot nu toe bij vergroeningen niet het geval was.

Deze beschrijving geldt den physiologischen en pathologischen aard van het verschijnsel. Morphologisch zijn vele dezer vergroe-

1) J. C. Costerus, Intercarpellaire prolificatie bij *Plantago major*, Botanisch Jaarboek III 1891 blz. 124.

ningen reeds bekend, sommige door verschillende schrijvers uitvoerig behandeld. Allen komen in de hoofdtrekken zoo zeer met elkander overeen, dat ik ook voor de nieuwe gevallen geene morphologische beschrijving geven zal[1]). Ik zal alleen mededeelen, wat noodig is, om het epidemisch character van het verschijnsel in een helder licht te stellen.

Ik begin daartoe met eene verdeeling der in 1893 bij mij vergroende planten. En waren er twee, die overwinterd waren, alle overigen waren in dat jaar uit zaad gewonnen. In de eerste kan de vermoedelijke smetstof van uit het vorige jaar overgebleven zijn, de overige zijn vermoedelijk door deze beide besmet.

De vermoedelijke oorsprong der besmetting. De allereerste verschijnselen van vergroening in 1893 nam ik waar aan een plant van *Geranium molle* (*var.*: *fasciatum*)[2]) en wel op den 14 Mei. Te midden van een bed met gefascieerde doch overigens normaal bloeiende planten was een exemplaar, dat, na een aantal gewone bloemen voortgebracht te hebben, dien dag enkele bleekere bloempjes droeg. Ook waren de bloembladeren nu kleiner. De plant werd sedert nagenoeg dagelijks waargenomen. De volgende bloemen hadden weer kleinere en bleekere petalen en na een week openden zich duidelijk vergroende bloemen. Weldra vertoonden alle stengels van dit rijk vertakte exemplaar de vergroening in volle mate.

Deze plant was in Juli 1892 gekiemd uit zaad van andere gefascieerde planten, die in dat jaar op dezelfde plaats gebloeid hadden. Zij was, even als alle andere toen gekiemde, onvertakt gebleven tot aan het einde van den winter, eerst toen ontwikkelde zij haar centralen bloemsteel en de talrijke bloeistengels uit de oksels der rosetbladeren. Zij bloeide, in vergroenden toestand, volop tot in 't einde van Juni, toen zij allengs stierf. Aan geen der overige 40, zeer rijk vertakte exemplaren van dit bed werd eenig spoor van vergroening gezien; zij werden, na ruimschoots zaad gedragen te hebben, in het einde van Juni gerooid.

Behalve deze plant waren er in mijn tuin in het voorjaar van 1893 nog slechts twee exemplaren van *Lychnis vespertina var*: *glabra* vergroend. Aan het eene zag ik de vergroening het eerst op 27 Mei, aan het andere eenige dagen later. Beide planten waren in 1892 gezaaid, hadden toen niets bijzonders vertoond, doch vielen reeds vroeg in het voorjaar van 1893 als zwakke, bleekgroene plantjes

---

1) Alleen de uiterst merkwaardige misvormingen van *Tetragonia expansa* bij vergroening zouden m. i. een uitvoeriger beschrijving wettigen.

2) *Opera V*, blz. 448.

in het oog. Ik ben thans geneigd aan te nemen, dat die bleekgroene kleur al een verschijnsel derzelfde ziekte was, die zich later als vergroening uitte. Ik kom hierop echter later, naar aanleiding van de vergroening van *Dipsacus sylvestris*, terug.

Ook deze beide planten stierven in het einde van de maand Juni evenals de vergroende *Geranium molle*. En daar geen andere overwinterde plant vergroend was, moet dus de besmetting van hen in de maanden Mei en Juni zijn uitgegaan. Wij zullen zien, dat de verschillende zaaisels juist in die periode voor de besmetting toegankelijk waren.

Vergroening van Agrostemma Githago. De eerste soort onder mijne zaaisels in 1893, die vergroeningen vertoonde, was *Agrostemma Githago*. Tevens was zij de soort, waarvan vereweg de meeste exemplaren aangetast werden, iets wat deels aan de vrij omvangrijke cultuur, maar voor een deel zeker ook aan haar vroege ontkieming moet worden toegeschreven. Het komt mij daarom doelmatig voor, haar afzonderlijk en eenigzins uitvoerig te behandelen.

De *Agrostemma*'s werden op 3 Mei gezaaid en kwamen reeds op 9 Mei in groot aantal op, zij ontwikkelden zich snel en openden hunne eerste bloemen in de eerste dagen van Juli. Ik had daarvan zes vakken elk van 2 □ Meter, te zamen omstreeks 650 bloeiende planten tellende. De afstand van het eerste dezer vakken tot de vergroende *Lychnis* en *Geranium molle* was omstreeks 8 Meter, de overigen waren achtereenvolgens verder verwijderd.

De eerste aanduiding van vergroening merkte ik den 24 Juni op en binnen een week telde ik dertig vergroende planten. Dat is dus ongeveer 4,5 % van het geheele aantal. Deze planten waren totaal vergroend, d. w. z. in al hare bloemen en knoppen. Wanneer dus de oorzaak dezer misvorming in eene besmetting moet gezocht worden, had de besmetting reeds zeer vroegtijdig, in de eerste jeugd der planten plaats gevonden, zoo dat de smetstof zich van daar over de geheele plant verspreiden kon. Ook waren de allereerste bloemen reeds in vrij hooge mate misvormd, iets wat, zooals wij weldra zien zullen, op eene besmetting op zeer jeugdigen leeftijd wijst.

Op drie der zes boven genoemde vakken liet ik de vergroende exemplaren staan, doch rooide (ten behoeve van het doel mijner cultuur) alle overige; op de andere drie vakken spaarde ik om dezelfde reden twaalf zaaddragers en rooide al de vergroende en alle andere exemplaren. De gespaarde vergroende planten waren 18 in aantal, zij groeiden welig verder en brachten in den loop van eenige weken een groot aantal vergroende bloemen voort. *Thrips-*

larven waren op deze planten veelvuldig, evenals op gezonde exemplaren. Evenzoo bij andere ten deele vergroende soorten, vooral bij allerlei *Sileneeën*, maar noch *Phytoptus*, noch een anderen vermoedelijken parasiet kon ik vinden.

De geheel vergroende planten brachten natuurlijk geen vruchten en geen zaad voort. In de eerste dagen van Augustus begonnen zij te verdrogen en te sterven, zoodat zij gerooid werden. Van de zaaddragers op de drie andere vakken was er in 't begin dierzelfde maand één, die ook een spoor van vergroening vertoonde, en wel alleen in de laatste bloemen, terwijl het zaad der eerste reeds rijp was. Deze plant is dus vermoedelijk later aangetast.

Evenzoo werden eenige exemplaren van *Agrostemma Githago* later aangetast, die ik in de broeikas van mijn laboratorium had laten kiemen (26 April — 14 Mei), die daarna eenige dagen in een broeibak stonden en den 18 Mei uitgeplant werden. Het waren vijf tricotylen, waarvan ik hoopte een tricotyl ras te maken, en eenige contrôle-planten. Onder deze zag ik eerst op 12 Juli het begin van vergroening, en wel in één geheel exemplaar, in één exemplaar aan bijna alle takken en in een derde plant slechts aan één tak. In deze waren de eerste bloemen slechts in geringe mate vergroend en nam in de latere bloemen de vergroening allengs toe. Dit wijst dus op een latere aantasting, waarschijnlijk na het uitplanten der jonge plantjes op 18 Mei in den tuin. Is deze opvatting juist, dan waren zij door de geisoleerde cultuur onder glas in de eerste weken hunner ontwikkeling tegen de besmetting beschermd geweest.

De verschillende graden van vergroening zijn bij *Agrostemma Githago* gemakkelijk te onderscheiden, ofschoon zij natuurlijk zonder grenzen in elkander overgaan. Steeds zijn de eerste bloemen eener plant het minst vergroend en neemt de graad in de volgende bloemen allengs toe. Evenzoo aan één tak, zoo deze alleen is aangetast. Zeer zelden zijn, op een overigens gezonde plant, twee of meer takken aangetast, wat trouwens bij de betrekkelijke zeldzaamheid der vergroening (weinige percenten) ook zeer natuurlijk is. Bleeke, te kleine bloembladeren zijn het eerste teeken; dan volgen smallere nog kleinere en reeds min of meer groenachtige petalen. Dan begint de vrucht zich te verlengen, steekt boven de kelkbuis uit en bereikt eindelijk het dubbele der normale lengte. In nog hoogere graden openen zich de vruchtbladeren en ziet men daarbinnen een roset van smalle groene blaadjes. Eindelijk ontwikkelt zich deze roset tot een bebladerd takje en springen petalen en carpelbladeren, in vergroenden bladvormigen toestand, zooweinig meer in het oog,

dat men meent een sterk bebladerd vegetatief takje vóór zich te hebben. Aan deze kenmerken, die geenszins beoogen een volledig uittreksel uit de voorhandene beschrijvingen weer te geven, kon ik steeds de opeenvolgende graden van vergroening gemakkelijk herkennen.

Ik besluit dus, dat van de in mijn tuin gezaaide *Agrostemma*'s 4,5 % reeds spoedig na de ontkieming werden aangetast en daardoor geheel vergroend, dat later de aantasting zich tot zijtakken beperkte en dat plantjes, die eerst na de ontplooiing der eerste bladeren in den tuin geplaatst werden, ook eerst later aangetast werden. Op elke plant of tak toonen de eerste bloemen de minste verandering en neemt deze in de volgende allengs toe.

Vergroeningen in Juli. In de eerste helft van de maand Juli werd nu achtereenvolgens vergroening in een aantal culturen opgemerkt, en wel bij:

Anagallis arvensis.
„ *grandiflora.*
Centranthus macrosiphon.
Chrysanthemum segetum.
Erodium cicutarium.
Fedia scorpioïdes.
Lychnis fulgens.
Polygonum Convolvulus.
Silene conica.
„ *noctiflora.*
Tetragonia expansa.

Steeds zag ik de vergroening eerst aan een enkel exemplaar en in geringen graad, maar in den regel nam dan spoedig zoowel het aantal planten als de mate van misvorming toe.

Van de genoemde soorten waren *Chrysanthemum segetum*, *Erodium cicutarium* en *Silene noctiflora* in mijn tuin gezaaid en wel in het begin van Mei, zoodat zij omstreeks half Mei opkwamen. De overige waren in de broeikas gezaaid en daarna in het einde van April (*Anagallis* spp., *Centranthus* en *Lychnis*) of in de eerste helft van Mei in den tuin in broeibakken geplaatst, die over dag geopend werden, en in de tweede helft van Mei uitgeplant. Zij zijn dus allen gelijktijdig met de vergroende *Geranium molle* en *Lychnis vespertina* aanwezig geweest en toonden de vergroening zóó vroeg, dat van eene besmetting door *Agrostemma Githago* wel geen sprake kon zijn.

Het geheele aantal van deze in Juli vergroende exemplaren bedroeg 25. Op de omstreeks 10.000 individuen, die mijn proeftuin

toen bevatte, is dit, zooals men ziet, slechts een gering aantal. Doch daar ik van de meeste der genoemde soorten slechts weinige individuen (na selectie in de jeugd) uitgeplant had, was de schade voor mijne zaadoogst vrij belangrijk.

Vergroeningen in Augustus en September. In deze maanden nam het aantal vergroende exemplaren van de boven genoemde soorten allengs toe, terwijl tevens ook andere soorten dezelfde afwijking begonnen te vertoonen. Dit zijn, uit den aard der zaak, vooral de later bloeiende soorten. Ik noem ze hier echter afzonderlijk op, daar de mogelijkheid eener besmetting door de twee eerste vergroende soorten (*Geranium molle* en *Lychnis vespertina*) voor hen gering is, terwijl daarentegen de kans van eene infectie door de in Juli vergroende exemplaren voorhands niet kan worden geloochend.

In het laatst van Juli en de beide volgende maanden vergroenden in mijn proeftuin:

Sedert 22 Juli:	*Viscaria oculata*, talrijk.
,,	*Madia elegans*, eenige exemplaren.
1 Aug:	*Silene inflata*, ,, ,,
,,	*Aster Tripolium*, talrijk.
,,	*Lychnis vespertina* × *noctiflora*, talrijk.
5 Aug:	,, ,, × *diurna*, talrijk.
,,	*Coreopsis tinctoria*, enkele planten.
,,	*Scabiosa atropurpurea*, één plant.
14 Aug:	*Hesperis matronalis*, één plant.
,,	*Bidens grandiflora*, één plant.
10 Sept:	*Polygonum Fagopyrum*, één tak.
,,	*Dracocephalum moldavicum*, één tak.
20 Oct:	*Thrincia hirta*, talrijke exemplaren.

In het geheel bedroeg het aantal vergroende soorten in 1893 dus 24, een aantal, dat in vroegere jaren op verre na nooit bereikt was. En daar mijne proeven met in dat jaar gezaaide planten over omstreeks 80 soorten liepen, ziet men, dat bijna één derde van al mijne soorten door de vergroening aangetast was.

In sommige gevallen werd de geheele plant vergroend; dit was vooral bij *Aster Tripolium* veelvuldig het geval; in de meeste slechts één tak per plant en bij de latere vergroeningen waren dit meest jonge takken, die onder aan de planten ontstaan waren, terwijl aan de hoogere de productie van zaad reeds in vollen gang was.

Merkwaardig was, bij *Aster Tripolium* en *Madia elegans*, de verandering der vergroenende bloemhoofdjes in samengestelde, daar

in plaats der afzonderlijke bloempjes kleine gesteelde hoofdjes ontstonden.

Bij *Aster Tripolium* bedroeg op 19 Augustus het aantal vergroende exemplaren 33, op eene cultuur van 291 individuen, dus ruim 11 %. Daar de overige, met uitzondering der zaaddragers, op dien dag gerooid werden, nam het aantal vergroende sedert niet toe.

Verspreiding der vergroende exemplaren. Beschouwt men de meermalen besproken *Geranium molle* en *Lychnis vespertina*, die het eerst de vergroening toonden, als de middenpunten der epidemie, dan verdient de verspreiding der later vergroende individuen rondom deze de aandacht.

Wat den tijd betreft hebben wij gezien, dat omstreeks de helft der soorten aangetast moeten zijn, terwijl in de beide genoemden de vergroening in vollen gang was, terwijl de andere helft der soorten later vergroend werden en dus wellicht eerst uit de tweede hand besmet geworden kunnen zijn.

De vermoedelijke smetstof verspreidde zich niet voornamelijk in de onmiddellijke omgeving der eerste aangetaste planten. Beide stonden in een bed van 40–50 planten van gelijke soort, die echter niet aangetast werden. Van de *Agrostemma*'s, die het eerst aangetast werden, stonden de naastbijgelegene op een afstand van omstreeks 8 Meter, terwijl de serie der aangetaste bedden zich verder nog over omstreeks 10 Meter uitstrekte.

Even zoo was de verspreiding der overige, in Juli aangetaste soorten. Zij waren hier en daar op mijn terrein verspreid, geenszins bij voorkeur in de nabijheid van een bepaald centrum opgehoopt.

In het algemeen is eene plant óf in haar geheel vergroend en dus in de eerste jeugd aangetast, zooals bij de *Agrostemma*'s en *Erodium cicutarium* (één individu te midden van een geheel bed gezonde), óf de vergroening bleef tot een enkelen tak en diens zijtakken beperkt. Eerst later, in den nazomer, kwamen gevallen voor, waar op dezelfde plant meer dan één tak, oogenschijnlijk van elkander onafhankelijk, vergroend waren (bij *Chrysanthemum segetum*, waar de vergroening de bloemhoofden meest aan de eene zijde veel sterker aantastte, dan aan de tegenovergestelde, zoo dat dikwijls een hoofd slechts voor de eene helft vergroend was). Bij *Centranthus macrosiphon* werden sommige planten geheel vergroend, van andere slechts één tak; één exemplaar wederom geheel, met uitzondering van één der onderste takken; aan andere weder verscheidene takken. In mijne zaaisels van *Anagallis grandiflora*, welke planten uiterst sterk vertakt waren,

waren tegen het einde van Juli reeds een tiental takken aan verschillende exemplaren vergroend; aan elken tak nam de graad van vergroening, met normale bloemen beginnend, naar boven allengs toe. Later in den zomer werd het aantal vergroende takken belangrijk grooter, doch verreweg de meeste takken bleven steeds onaangetast.

Bij meer geïsoleerd staande planten zijn het echter meestal één of enkele individuen, die te midden van een overigens geheel gezond bed vergroend worden. Zoo b. v. drie exemplaren van *Madia elegans* op ruim honderd gezonde; één *Coreopsis tinctoria* te midden van een paar honderd gezonde, *Lychnis vespertina diurna* hier en daar een vergroende plant tusschen een honderdtal normale, *Scabiosa purpurea* één vergroende op een bed van een paar honderd planten, enz. Van *Silene noctiflora* vergroenden 18 exemplaren op een paar honderd normale; deze vakken stonden op een afstand van 20–25 Meter van de eerst aangetaste soorten. Het verdient opmerking, dat in het bijzonder de *Sileneeën* in mijne culturen in talrijke soorten en meest in de grootste aantallen van exemplaren werden aangetast. (*Agrostemma Githago* ruim 30 exemplaren, *Sil. noctiflora* 18, *Lychnis vespertina* × *diurna* en *L. vespertina* × *noctiflora* talrijk, evenzoo *Viscaria oculata*; verder eenige exemplaren van *Silene conica, S. inflata* en *Lychnis fulgens*, van welke drie soorten ik in 't geheel slechts weinig individuen in cultuur had[1]). Dit feit geeft aanleiding tot de opvatting, dat de vermoedelijke parasiet bij voorkeur op Sileneeën leeft. Van andere soorten werden eigenlijk alleen *Aster Tripolium* en *Centranthus macrosiphon* in heftige mate aangetast.

Al deze feiten wijzen m. i. op een transport van de smetstof door vliegende insecten, waarbij het natuurlijk van het toeval afhangt, welke individuen in eene cultuur aangetast worden en welke culturen geheel aan de besmetting ontsnappen, zoo als in dat jaar b. v. de *Oenothera*'s, *Papaver*'s en enkele andere omvangrijke culturen deden.

VOORTZETTING DER EPIDEMIE IN 1894.

Ofschoon de hierboven beschreven feiten m. i. volkomen duidelijk het epidemisch character der vergroening bewijzen, aarzelde ik toch na afloop van den zomer van 1893 nog, deze conclusie te trekken. Maar het jaar 1894 is het bewijs op zoo eigenaardige wijze komen versterken, dat geen twijfel meer mogelijk is.

---

1) Andere Sileneeën had ik in 1893 niet in cultuur.

In dat jaar traden namelijk eveneens vergroeningen in mijn proeftuin op, hoewel minder talrijk. Maar merkwaardiger wijze ditmaal uitsluitend aan overwinterde planten en zoo vroeg, dat eene besmetting na den winter buitengesloten was. Deze planten moesten dus tijdens de epidemie van 1893 aangetast zijn, doch voor zoover zij in dat jaar niet bloeiden, konden zij de gevolgen der besmetting eerst in 1894 toonen.

Hiernaar kunnen wij de vergroende planten van 1894 in twee groepen verdeelen, n. l. al naar gelang zij in 1893 ook bloeiden en vergroend waren, of in dat jaar nog niet bloeiden.

Tot de planten, die, in 1893 gezaaid, zoowel in dat jaar als in 1894 bloeiden en vergroend waren en waar zich dus de vergroening op hetzelfde exemplaar herhaalde, behooren:

Hesperis matronalis, één plant.
Lychnis fulgens, enkele planten.
Lychnis vespertina × *diurna*, talrijk.
„ „ × *noctiflora*, talrijk.

Tot de soorten, die in 1893 gezaaid waren, doch niet gebloeid hadden en die toch in 1894 vergroenden, behooren:

Aquilegia Durandi striata, drie planten.
Crepis biennis, twee planten.
Geranium molle, één ex.
Dipsacus sylvestris, één ex.

Uit vrees voor eene herhaling der epidemie had ik in den winter 1893/94 het aantal overwinterde planten zoo klein mogelijk gemaakt. Tevens had ik de planten der eerste groep naar een ander bed, in een anderen tuin overgebracht. Daar zij hier toch, in talrijke exemplaren, de vergroening herhaalden, blijkt, dat de smetstof bij het verplanten op of in de plant medeging. Ik teeken aan, dat de *Lychnis*-bastaarden zonder kluit en nagenoeg zonder aanhangende aarde overgebracht werden.

Bij *Aquilegia* en *Geranium molle* vertoonde zich de vergroening reeds in de eerste dagen van Mei; de aangetaste planten werden allengs geheel vergroend en brachten geen enkele normale bloem voort, ofschoon zij rijkelijk met groene bloemen bloeiden.

De *Lychnis*-bastaarden bleken tegen het einde van Mei vergroend te zijn, en wel in alle takken en in veel sterkere mate dan in het vorige jaar; zij bleven door die misvorming zeer klein en werden, uit vrees vóór de besmetting, weldra verwijderd. Toch vertoonden zich aan de overige, aanvankelijk normale bastaarden van dit perk later in den zomer hier en daar vergroende takken.

De beide planten van *Crepis biennis* toonden de vergroening in de eerste dagen van Juni. Het waren prachtige gefascieerde exemplaren, die voor zaaddragers bestemd waren. Al hunne bloemen gingen door de vergroening verloren.

Het merkwaardigst van alle vergroende exemplaren was echter de *Dipsacus sylvestris*. In mijne ras-cultuur van getordeerde planten dezer soort spaarde ik in het voorjaar van 1894, onder de in 1893 gezaaide rosetten, een viertal gedraaide planten en ter vergelijking eenige atavisten en onvolkomen getordeerde individuen.

Van de atavisten plukte ik in de laatste dagen van Juli de hoofden kort vóór den bloei af, opdat zij de gedraaide exemplaren niet zouden bestuiven; ik vond daarbij aan één exemplaar een bovensten zijtak verbreed en spaarde daarom het eindhoofd en dezen tak aan die plant. Het toeval wilde, dat ik juist een vergroenend exemplaar gespaard had, en nog vóór de gedraaide planten begonnen te bloeien, werd de vergroening zichtbaar (5 Juli). Het geheele hoofd werd misvormd, bereikte dubbele lengte en dubbele breedte, elke bloem werd groen en uit haar as ontstond een stengeltje, dat meestal wederom een klein bloemhoofdje droeg. Ook de eenige gespaarde zijtak vergroende, ik liet daaraan nu alle latere zijknoppen en ook deze brachten vergroende kolven voort. Ware dit geval niet reeds in de literatuur bekend geweest, het zou een prachtig materiaal voor een onderzoek geleverd hebben. Tot laat in September bleef de vergroening voortgroeien.

Dit vergroende exemplaar was mij reeds lang te voren als ziekelijk opgevallen, maar ongelukkig had ik toen nog geen vermoeden, dat die ziekte met vergroening kon samenhangen. De plant was even frisch van stam en bladeren als de overigen, maar de bladeren waren bleeker groen. Salpeterbemesting, waardoor andere bleekgroene planten donkerder groen worden, hielp hier niet; integendeel, de bladeren werden allengs bleeker en eindelijk aan hun randen en toppen rood; ook krulden zij zich achterwaarts om. Deze verschijnselen, vóór het zichtbaar worden der vergroening weinig in het oog loopend, namen gedurende de maand Juli voortdurend toe en in Augustus vielen zij reeds van verre op. Het was hier duidelijk, dat de vergroening niet eene locale ziekte was, die alleen de vergroende hoofden aantastte, maar dat de geheele plant ziek was.

Zoodra ik de misvorming bespeurde, heb ik in de vergroende en in de allerjongste deelen, die pas later zouden vergroenen, naar parasieten gezocht, doch zonder resultaat.

Uit de medegedeelde feiten leid ik af, *dat de vermoedelijke oorzaak*

der vergroeningen in of op tweejarige en overblijvende planten overwintert, deze zelven in de eerste plaats doet vergroenen, terwijl zij van hen uit wederom andere gewassen kan besmetten.

In den zomer van 1894 zijn in mijn proeftuin geen andere planten vergroend dan de bovengenoemde. Het was echter niet te verwachten, dat mijne culturen ook in het najaar van dit jaar geheel aan het kwaad ontsnappen zouden. Wel heb ik de bovengenoemde planten, voor zoo verre zij nog in mijn proeftuin stonden, meerendeels verwijderd, zoodra ik de misvorming herkende; sommige hield ik daarna in een anderen tuin, andere op mijn kamer voor verdere waarneming. Doch met de beschreven plant van *Dipsacus* kon dit niet geschieden. En daar sedert het begin mijner culturen telken jare in het najaar vergroeningen opgetreden waren, was het te verwachten, dat dit thans ook het geval zou zijn.

Het eerste geval bemerkte ik eerst in September; het was eene plant van *Lychnis vespertina* × *diurna*, die zich wat later ontwikkeld had, dan de overige exemplaren van hetzelfde bed, en die allengs totaal vergroende. Het was een bastaard der tweede generatie, in het voorjaar 1894 gezaaid uit zaad van het bed, waarop toen zoo talrijke vergroenende planten stonden. Dit jaar werd echter, op een honderdtal individuen, alleen dit eene exemplaar aangetast.

In de laatste dagen van September bleek één exemplaar van *Aster Tripolium* geheel vergroend te zijn, terwijl een paar planten van *Chrysanthemum segetum* in enkele hoofdjes geringe graden van vergroening toonden. Omstreeks half October nam ik ook op mijne bedden van *Tetragonia expansa* vergroening waar en wel aan een drietal vrij ver van elkander verwijderde exemplaren.

Overigens heb ik in 1894 geene vergroeningen in mijn proeftuin waargenomen. En in 1895 bleef ik daarvan geheel verschoond. En dit niet tegenstaande ik de meeste der in 1893 en 1894 gekweekte rassen voortgezet heb, zoodat, als het verschijnsel erfelijk geweest was, herhalingen zeker zouden hebben plaats gevonden. Ik teeken omtrent dit jaar nog aan, dat ik toen het bovengenoemde exemplaar van *Trifolium repens* had, dat in 1894 met vergroende bloemen in mijn tuin was gebracht; in 1895 bloeide het met ruim 100 fraai vergroende schermen. Daarentegen bloeide het in 1894 geheel vergroende exemplaar van *Aquilegia Durandi striata* in 1895 rijkelijk en fraai, doch uitsluitend met normale bloemen. In den botanischen tuin nam ik in 1895 vergroening bij *Cynoglossum officinale* waar, doch bij geen andere plantensoort.

Het jaar 1895 was in alle opzichten voor mijn proefplanten een voorspoedig jaar; bijna alles ontwikkelde zich een paar weken vroeger dan in andere jaren en had van vochtig weer niet te lijden. Staat dit wellicht met het gemis aan vergroeningen in verband?

VROEGERE WAARNEMINGEN IN MIJN PROEFTUIN.

Voor de beoordeeling van den waren aard eener epidemie is de kennis van de ziektegevallen, die haar voorafgegaan zijn, natuurlijk van groote beteekenis. Vooral is dit het geval, waar, zooals hier, het rechtstreeksch bewijs voor de besmettelijkheid, door het vinden van den parasiet, nog niet geleverd is. In dezen staat van het onderzoek behooren voornamelijk alle bewijzen bijeengebracht te worden, die vóór of tegen de voorstelling van erfelijkheid pleiten.

Het is niet te ontkennen, dat vergroeningen, wanneer zij jaren lang in een zelfde ras van eene eenjarige plant voorkomen, den indruk kunnen maken van erfelijk te zijn. Wel is waar is een noodzakelijk gevolg van de vergroening het mislukken van het vruchtbeginsel en dus de steriliteit, doch het is bekend, dat ook steriele monstrositeiten erfelijk kunnen zijn[1]). En de omstandigheid, dat de meeste andere monstrositeiten, bij voortgezette culturen, blijken erfelijk te zijn, zou allicht tot eene overeenkomstige opvatting in dit geval voeren.

Om deze redenen acht ik het noodig, mede te deelen, in hoeverre een vermoeden van erfelijkheid der vergroeningen, ten opzichte der epidemie in mijne culturen van 1893, bij de feiten steun zoude kunnen vinden. Hiertoe is het natuurlijk noodig te weten, in hoeverre bij dezelfde soorten reeds vroeger in mijne culturen vergroeningen waren ingetreden. En daar ik sedert het begin mijner culturen over deze regelmatig heb boekgehouden en daarin zonder uitzondering ook alle gevallen van vergroening heb opgeteekend, heb ik het voordeel, hierin den gewenschten graad van volledigheid te kunnen bereiken.

Deze vroegere waarnemingen geven nu eene volle bevestiging van het epidemisch character. Want onder de 27 vergroende soorten (24 in 1893 en drie andere in 1894) waren er slechts *vier*, bij welke de vergroening in mijne rassen ook reeds vroeger gezien was. Deze vier waren de volgende:

---

1) Zie o. a. Steriele Mais als erfelijk ras. *Opera V*, blz. 203.

Agrostemma Githago, waarvan ik sinds 1888 een ras in cultuur heb. Dit is een soort, die tot vergroening bij uitstek geneigd schijnt. Zij toonde het verschijnsel, behalve in 1893, ook in 1890 en 1892, doch niet in de andere jaren, ook niet in 1894 en 1895. En wel in 1890 in elf exemplaren, in de laatste helft van Augustus. Deze planten, zeer laat (20 Juni) gezaaid en dus laat in hare ontwikkeling, waren geheel vergroend, onder vele honderden normale planten. De culturen, die in 1890 op gewonen tijd gezaaid waren, toonden dat jaar geen spoor van vergroening. In 1892 waren slechts een paar exemplaren vergroend.

Silene noctiflora. In het najaar van 1890 werd deze soort in de omstreken van Amsterdam in vergroenden staat aangetroffen en ontving ik zaad van dezelfde groeiplaats. Ik zaaide dit in 1891 en van dit ras sedert jaarlijks. In September 1892 gaf mijne cultuur één enkele vergroende plant, in 1891, 1894 en 1895 geen, in 1893 het betrekkelijk groote, hierboven genoemde aantal (18 ex).

Tetragonia expansa. Ofschoon ik van deze plant sedert 1888 een gefascieerd ras met veel zorg kweek, vond ik daarin eerst in October 1890 vergroende bloemen, en wel in vrij belangrijk aantal. In 1891 keerde het verschijnsel niet terug, doch toen waren mijne planten niet krachtig ontwikkeld. Sedert trof ik regelmatig vergroeningen aan, in October 1892 en in dezelfde maand van 1894, behalve de boven vermelde van 1893.

Crepis biennis. Op de oorspronkelijke standplaats van mijn gefascieerd ras bij Hilversum stond in 1886 een vergroende plant. In mijne culturen was, behalve in 1893, alleen in 1890 een exemplaar vergroend, en wel een plant met uiterst breeden stengel.

Uit deze mededeelingen ziet men, dat vooral het jaar 1890 rijk aan vergroeningen was, het zou wel een kleine voorlooper der epidemie van 1893 genoemd kunnen worden. Bij drie der vier genoemde soorten verscheen de kwaal bij mij in dat jaar voor het eerst; van de vierde (*Silene noctiflora*) leerde ik haar eveneens in dat jaar voor het eerst kennen. In 1891 waren er weer geen vergroeningen, in 1892 bij drie en in 1894 slechts bij twee der genoemden.

Voor deze vier soorten zou de vrij geregelde herhaling der misvorming sedert 1890 dus eene verklaring door erfelijkheid schijnen te wettigen, ware het niet, dat in 1893 de vergroening aan zoo talrijke soorten, geheel onverwacht en gelijktijdig, voor het eerst was opgetreden. Onder deze soorten waren er vele, die ik reeds sedert lange jaren, in rassen met een bepaald doel, in cultuur had, zoodat de stamboom der vergroenende planten goed bekend was. Ik noem

deze in de eerste plaats op, en geef achter elke soort het jaartal, waarin de cultuur begon:

Dipsacus sylvestris torsus (1885), *Polygonum Convolvulus* (1888), *P. Fagopyrum* (1888), *Hesperis matronalis* (1888), *Geranium molle* (1888), *Erodium cicutarium album* (1889), *Thrincia hirta* (1890), *Aster Tripolium* (1891).

Mijne cultuur van *Lychnis vespertina glabra* begon in 1889; van haar stammen de bovengenoemde bastaarden *L. vespertina* × *diurna* en *L. vespertina* × *noctiflora* uit in 1892 uitgevoerde kruisingen af.

Een aantal planten, die in 1893 vergroenden, had ik eerst sedert 1892 in cultuur, nl. *Bidens grandiflora, Chrysanthemum segetum, Coreopsis tinctoria, Dracocephalum moldavicum, Lychnis fulgens, Madia elegans, Silene conica, S. inflata.*

Andere wederom waren bij mij in 1893 voor het eerst gezaaid, nl. *Anagallis arvensis* en *A. grandiflora, Aquilegia Durandi, Centranthus macrosiphon, Fedia scorpioïdes, Scabiosa purpurea, Viscaria oculata.* Onder deze soorten had ik, in een andere cultuur, de vergroening in 1892 reeds bij *Anagallis grandiflora* en *Centranthus macrosiphon* gezien.

Bij verschillende der hier vermelde soorten zijn vergroeningen in de literatuur welbekend en komen zij klaarblijkelijk niet zeldzaam voor. Bij *Hesperis matronalis* zag ik ze vóór en na 1893 bij verschillende rassen, bij *Aquilegia* bij verschillende soorten. Zulke feiten wijzen m. i. op eene grootere ontvankelijkheid bij sommige soorten dan bij andere; aan de meening, dat de vergroeningen erfelijk zouden kunnen zijn, geven zij klaarblijkelijk geen steun.

Zulk een verschillende ontvankelijkheid bij verschillende soorten blijkt m. i. ook uit het feit, dat een aantal soorten bij mij in 1893 aan de epidemie geheel ontsnapten. En onder deze noem ik speciaal de *Oenothera Lamarckiana* en de *Scrophularia nodosa,* daar ik uit ervaring weet, dat ook zij vergroenen kunnen. Ik zag dit voor de eerste soort in 1890, het reeds genoemde, aan vergroeningen betrekkelijk rijke jaar, en wel aan één plant van mijn dwergras en voor de andere in 1886 bij Hilversum, op de groeiplaats, van welke ik het oorspronkelijke zaad voor mijn ras verzamelde. Dat deze soorten, trots het betrekkelijk groote aantal exemplaren, bij mij in 1893 niet vergroenden, schrijf ik aan een geringe mate van ontvankelijkheid toe.

RÉSUMÉ.

Pour un certain nombre de cas de virescences on sait, qu'un parasite en est la cause. Dans la plupart des espèces ce parasite appartient au groupe des acarides (*Phytoptus*) ou des aphides. Les expériences de Peyritsch ont démontré, qu'on peut inoculer des plantes saines avec ces parasites et les rendre virescentes par ce moyen. Cette inoculation n'est pas restreinte aux individus de la même espèce qui a donné le contagium, mais peut s'étendre à d'autre espèces du même groupe, parfois même de familles bien différentes.

Mais dans la plupart des cas on ne connaît pas la cause de la virescence et il paraît que les parasites y quittent les individus attaqués, avant que les résultats de leur attaque sautent bien aux yeux. Au moins je n'ai jamais réussi à les trouver, même dans les boutons les plus jeunes des plantes vivantes de mes cultures. L'hypothèse de la contagion reste donc à démontrer.

D'un autre coté la virescence peut prendre tous les aspects d'un vraie épidemie, et si un tel cas ne suffit pas pour une preuve absolue, il donne au moins un argument bien important en faveur de l'hypothèse émise.

C'est sous ce point de vue qu'il me parait justifié de décrire une épidémie locale de virescences, qui a attaqué mes cultures en 1893 et y a pris un tel développement, que ma récolte de graines en a sensiblement souffert.

En premier lieu cette épidémie a rendu malades un certain nombre d'individus d'espèces qui avaient déjà montré la même anomalie auparavant, notamment en 1890, une année relativement riche en virescences, dans mon jardin et ailleurs à Amsterdam et dans les environs. Trente plantes *d'Agrostemma Githago*, dix-huit de *Silene noctiflora* et plusieurs individus de *Tetragonia expansa* montraient en 1893 cette répétition de la monstruosité.

Mais l'épidémie attaquait en tout 24 espèces de mes cultures, qui en embrassaient environ 80; c'est à dire environ le tiers de toutes mes espèces. Entre celles-ci les plus intéressantes sont celles dont la culture comptait déjà quelques années, dans lesquelles elles n'avaient pas été virescentes. Je les énumère en y joignant l'année du commencement de ma race:

Polygonum Convolvulus (1888), *P. Fagopyrum* (1888), *Hesperis matronalis* (1888), *Geranium molle* (1888), *Lychnis vespertina glabra* (1888), *Erodium cicutarium album* (1889), *Thrincia hirta* (1890) et *Aster Tripolium* (1891).

Il est bien probable, que la simultanéité de l'apparition de la virescence dans ces races, pour la première fois depuis tant d'années de culture, n'était pas due au hasard, mais avait une cause commune à toutes.

Cette opinion se trouve renforcée par la quantité d'autres espèces, lesquelles, quoique seulement depuis une année, ou même pour la première fois, en culture, commençaient en même temps à développer la même anomalie. Les noms de ces espèces, cultivées depuis 1892 étaient *Bidens grandiflora, Chrysanthemum segetum, Coreopsis tinctoria, Dracocephalum moldavicium, Lychnis fulgens, Madia elegans, Silene conica* et *inflata.* Et de celles semées en 1893 pour la première fois: *Anagallis arvensis* et *grandiflora, Centranthus macrosiphon, Fedia scorpioides, Scabiosa purpurea* et *Viscaria oculata.*

Mais le fait le plus curieux est bien que dans l'année suivante (1894) le phénomène s'est répété chez un nombre de plantes semées en 1893 et qui avaient été ou avaient pu être infectées en même temps que les espèces déjà nommées. Dans la première catégorie je compte les individus qui ont fleuri et ont été virescents en 1893 et en 1894; c'étaient les *Hesperis matronalis, Lychnis fulgens, Lychnis vespertina* × *diurna* et *Lychnis vespertina* × *noctiflora.* Dans le second groupe je place les espèces bisannuelles, dont la rosette ne portait pas de fleurs en 1893 et qui ne pouvaient donc trahir l'infection qu'en 1894. Elles étaient quatre, savoir les *Aquilegia Durandi striata, Crepis biennis faciata, Geranium molle* et *Dipsacus sylvestris torsus.* La dernière race, cultivée par moi depuis 1885 et souvent en un grand nombre d'individus, me montrait en cette année (1894) pour la première fois ses magnifiques inflorescences toutes vertes.

L'épidémie décrite avait pour point de départ probable trois plantes, qui montraient la virescence déjà très tôt, c'est à dire aux mois de mai et de juin, dans le temps où les autres espèces germaient et prenaient leur premier développement. Elles appartenaient à des cultures bisannuelles, avaient été semé en 1892 et passé l'hiver à l'état de rosettes. C'étaient un *Geranium molle* et deux *Lychnis vespertina glabra.* Si le contagium avait séjourné dans les boutons hivernaux de ces plantes, il doit avoir pu se répandre dans mon jardin justement dans la saison, où la plupart des autres cultures étaient bien jeunes et par cela bien capables d'une infection. La dispersion devra être exécutée par des insectes volants, vu que les voisins directs du *Geranium* vert et du *Lychnis* vert sont restés normaux, tandis que dans les autres plates-bandes les individus

attaqués étaient disséminés très clairement entre les plantes restées saines. L'*Agrostemma Githago*, qui était une des cultures les plus riches en cette anomalie, ne montrait que 4–5 % d'individus attaqués.

Les plantes attaquées au printemps sont virescentes de haut en bas dans toutes leurs fleurs; plus tard il s'en montre qui ne portent qu'une seule fleur, un seul capitule, ou un seul rameau avec ses ramifications secondaires dans cet état anormal.

En résumant, j'avais au printemps 1893 deux plantes virescentes qui avaient passé l'hiver en rosettes. Bientôt après une grande partie de mes semis a été attaquée, les *Agrostemma* (30 plantes) en juin, les autres en juillet, quelques unes plus tard encore. En tout 24 espéces sur 80 ont été déformées. Quelques espèces bisannuelles qui ne fleurissaient pas encore cette année ont complété la série en devenant virescentes l'année suivante. La seule explication plausible de ces faits est donnée par l'hypothèse de la contagion.

(Botanisch Jaarboek, uitgegeven door het Kruidkundig Genootschap Dodonaea te Gent, Bnd. VIII, 1896, blz. 66.)

OVER HET OMKEEREN VAN HALVE GALTON-CURVEN.

Met Pl. I.

(Avec un résumé en langue française.)

De variatie, bekend als „klaveren-vier", is een eenzijdige en geeft dus, bij het opmaken harer kromme, een halve Galton-curve. Door selectie heb ik hieruit een variëteit met symmetrische curve gemaakt, de top ligt dan op bladeren met 5 schijven.

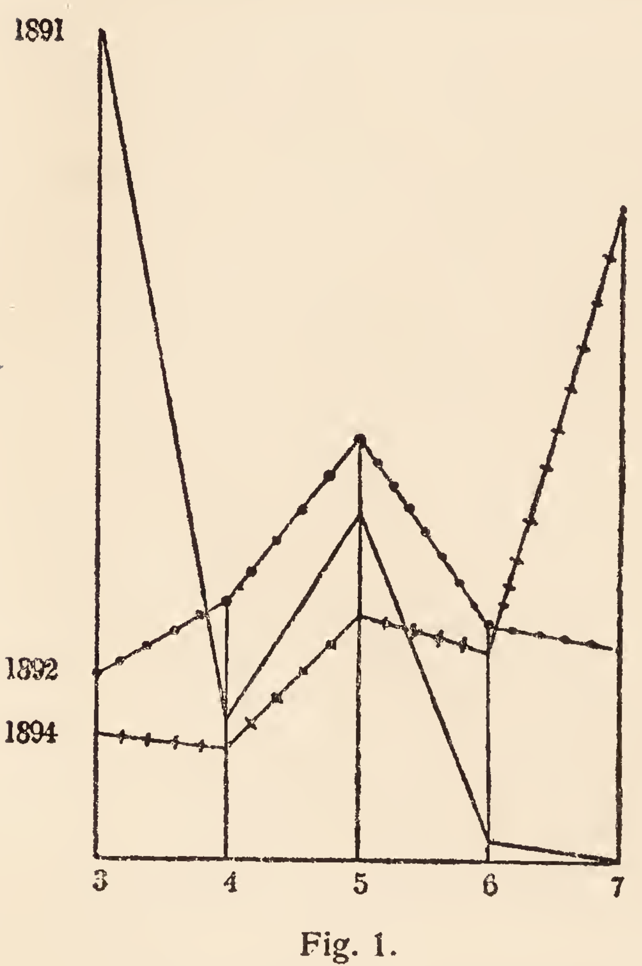


Fig. 1.

Trifolium pratense quinquefolium.

Op de abscis stellen de cijfers 3-7 het aantal bladschijven per blad voor, terwijl de lengte der ordinaten het aantal bladeren voor elk schijvenaantal aangeeft.

1891. Gewone halve Galton-curve.–

1892. Symmetrische curve der variëteit.—.—.—.—

1894. Omgekeerde halve Galton-curve.—|—|—|—

In de houtsnede is de eerste dezer krommen bij het jaartal 1891, de tweede bij het jaartal 1892 geteekend.

Door scherpe selectie kan men in enkele individuen verder komen; er worden dan geen bladeren met meer dan zeven bladschijven voortgebracht, doch het aantal der zeventallige neemt zóó toe, dat de top der kromme hierop valt (zie in de houtsnede bij 1894). In dit geval is dus de oorspronkelijke kromme „omgekeerd".

Vijf- en zevenschijvige bladeren (Fig. 4 en 5 op Pl. I) zijn symmetrisch, vier- en zesschijvige zijn asymmetrisch. Meer dan zeven schijven kan een blad dragen, als het langs zijn middennerf gespleten is (Fig. 2); de vier- en zevenschijvige bladeren van mijn ras ontstaan echter niet op deze wijze, maar door afsplitsing van *zijnerven der blaadjes.*

Vroeger heb ik aangetoond, dat in zeer vele gevallen variatiën slechts eenzijdig zijn en dat men dus dan, bij het construeeren van hare Galton-curven, halve krommen verkrijgt. De verklaring daarvan zocht ik in de aanwezigheid eener discontinuë variatie en het gelukte mij, in een bepaald geval, deze laatste door selectie

af te zonderen. Het bleek toen, dat de curve tweezijdig, nagenoeg of geheel symmetrisch werd, terwijl haar top niet samenviel met den top van de oorspronkelijke kromme, maar een afzonderlijk vormenmiddenpunt was, dat als gemiddelde eigenschap van de nieuwe varieteit beschouwd moest worden.

Voor mijne proef gebruikte ik toen *Ranunculus bulbosus*, eene plant, die vijf bloembladeren heeft en er in mijne cultuur nooit minder, maar zeer dikwijls meer voortbracht[1]). Het gelukte mij, door selectie, hieruit eene variëteit te krijgen, op welke het gemiddeld aantal bloembladeren eener bloem negen bedraagt, terwijl planten met uitsluitend vijftallige bloemen door die variëteit niet meer worden voortgebracht.

Een ander geval biedt het aantal van de straalbloemen op de hoofdjes der Composieten. De toppen van hunne krommen liggen, zooals Ludwig vond, op de cijfers van de reeks van Braun, dus op 5, 8, 13, 21, 34 enz. Naast den hoofdtop toonen zij somwijlen bijkomende, kleinere toppen, die echter eveneens met de cijfers van deze reeks samen vallen. Bij *Chrysanthemum segetum* vond ik nu in een zaaisel een curve met twee nagenoeg even sterk ontwikkelde toppen, en wel op 13 en op 21 straalbloemen. Dit gaf dus aanleiding tot het vermoeden van de aanwezigheid van twee rassen. Ik heb getracht, deze door selectie te scheiden, en dit is mij dan ook, in den loop van eenige jaren, volkomen gelukt. Beide rassen, of juister, variëteiten, hebben symmetrische curven, wier gemiddelde voor het eene ras op 13, voor het andere op 21 straalbloemen per hoofd valt. Eenmaal geïsoleerd schijnen zij niet of slechts zeer moeilijk in elkander over te gaan. Uit de cultuur met tweetoppige curve in 1892 isoleerde ik in 1893 en 1894 den vorm met 13 stralen, die dus met de gewone wilde soort overeenkomt[2]). Eerst daarna kon ik, wegens de groote gevaren van kruising bij deze soort, de selectie van den tweeden vorm beginnen, die even volledig gelukte en in 1896 en 1897 voltooid werd[3]). Bij deze cultuur trad in het laatstgenoemde jaar één individu op, waarvan het eindhoofd 34 straalbloemen had en dus met een nieuwen term van Braun's reeks samenviel. Ik heb van dit individu zaad verzameld; wellicht is het mogelijk, daaruit een vorm te winnen, wier straalbloemen per hoofdje gemiddeld dit cijfer van 34 bereiken.

---

1) *Opera V,* blz. 494.
2) *Opera V,* blz. 558.
3) *Opera VI,* blz. 4.

Aan deze beide typen van curven-selectie, nl.: verandering eener halve kromme in een symmetrische en splitsing eener tweetoppige in twee afzonderlijke, sluiten zich andere, door mij min of meer uitvoerig onderzochte gevallen aan. Echter niet alle, en daarom wensch ik in dit opstel een derde type te beschrijven. Het geldt, zooals reeds gezegd is, de variatie, die algemeen bekend is onder den naam van *klaveren-vier*, en mijne proeven werden genomen met de roode klaver, *Trifolium pratense.*

Iedereen weet, dat viertallige klaverblaadjes zeldzaam zijn. Men kan een veld klaver afzoeken en er slechts één of twee vinden. Andere malen is men gelukkiger en treft men eenige planten bij elkander, die er te zamen een aantal dragen. Dan vindt men dikwijls ook een vijfschijvig blad. Verzamelt men meer vier- en vijftallige bladeren, dan komen er ook enkele zestallige en ten slotte ook zeventallige bij[1]). Zoo ontstaat, als men alles telt, een halve Galtoncurve, wier top op de gewone drietallige bladeren ligt en die, steil afdalende, over 4, 5 en 6 tallige gaat om bij de zeventallige te eindigen.

Tot meer dan zeven schijven op een blad brengt deze variatie het niet. Wel komen somwijlen acht- en meerschijvige bladeren voor (Plaat I, Fig. 2) en zijn zij ook in de literatuur vermeld. Maar zij behooren, gelijk reeds gezegd is, tot een andere variatie, nl. het zoo gewone geval van bladsplijting of mediane (terminale) verdubbeling, waarbij het geheele samengestelde blad langs de middennerf van het eindblaadje en veelal tot min of meer diep in den steel in twee symmetrische helften gespleten wordt[2]).

Zoo zeldzaam de klaveren-vier in de natuur is, zoo gemakkelijk laat zij zich, door selectie en uitzaaien, vermenigvuldigen. Om er een duizendtal van te hebben is volstrekt geen omvangrijke cultuur meer noodig.

Ik heb nu getracht, de 4–7-schijvige klaverbladeren door selectie tot eene afzonderlijke variëteit te maken, en dit is mij, in den loop van eenige jaren, volkomen gelukt. Deze nieuwe variëteit biedt echter eenige, voor mij ten deele onverwachte eigenschappen[3]); ik wil daaronder de volgende op den voorgrond stellen:

---

1) Penzig geeft in zijne Pflanzen-Teratologie (Bd. I, blz. 386) een zoo goed bewerkt en zoo volledig overzicht over de literatuur, dat ik meen te kunnen volstaan met daarheen te verwijzen.

2) Over het ontstaan der gewone 4—7-schijvige bladeren door afsplitsing van zijdelingsche gedeelten, zoogenaamd lateraal dédoublement, zie later.

3) *Opera VI,* blz. 13.

1° De nieuwe variëteit heeft den top harer kromme op vijf bladschijven. Ik heb haar daarom den naam van *Trifolium pratense quinquefolium* gegeven[1]). Deze curve is symmetrisch en eindigt op de cijfers 3 en 7.

2° Deze variëteit heeft een zeer merkbare voorkeur voor symmetrische bladeren. Wel kan men bij haar halve Galton-curven vinden, waarop meer vier- dan vijfschijvige bladeren te vermelden zijn. Maar planten, waarop het aantal vijfschijvige bladeren dat der vierschijvige overtreft, ofschoon het toch veel kleiner blijft dan dat der drieschijvige, zijn zeer gewoon. Even zoo worden zevenschijvige bladeren even gemakkelijk of nog talrijker voortgebracht dan zesschijvige, ook wanneer de top der curve op 3 of op 5 ligt[2]).

3° *Bij voortgezette selectie wordt het cijfer zeven niet overschreden.* Men kan het aantal zevenschijvige bladeren in enkele individuën zoo hoog opvoeren, dat zij den top der curve vormen, dan valt de curve naar rechts even zeer verticaal omlaag als de aanvankelijke halve curve, met haar top op drie bladschijven, naar links vertikaal daalde. Heeft men dit punt bereikt, *dan is dus de oorspronkelijke curve omgekeerd*; haar top ligt nu, waar vroeger haar laagste punt lag; haar laagste punt op de ordinaat van den vroegeren top. Waarom het aantal van zeven schijven niet overschreden wordt, is eene vraag, waarop het mij nog niet gelukt is een antwoord te vinden[3]).

Thans ga ik over tot de beschrijving van mijne proef. Zulk eene beschrijving is uit den aard der zaak niet gemakkelijk duidelijk te maken.

Veel wat in den proeftuin met een enkelen oogopslag helder en duidelijk te zien is, laat zich óf slechts vaag, óf slechts door lange reeksen van cijfers te boek stellen. Daarbij komt het groote aantal jaren, de keuze der zaaddragers en de beoordeeling van hun kroost. Maar vooral het aanzienlijke, telken jare wederkeerende aantal exemplaren, waarvan óf een erfcijfer, óf een blad-curve moet worden bepaald, om ten slotte enkelen daaronder als zaaddragers te behouden. Eindelijk de noodzakelijkheid, om ter beantwoording van bijkomende vragen, bv. over verschillende methoden van voeding en hun invloed op de variabiliteit, zijtakken van den hoofdstamboom gedurende enkele jaren aan te houden.

---

1) *Opera VI*, blz. 13.

2) Men herkent dit verschijnsel in de indeukingen, die de curven in de houtsnede op blz. 52 op de ordinaten 4 en 6 vertoonen.

3) Ik herinner hier aan het zevenschijvige blad van *Aegopodium Podagraria*, en aan andere overeenkomstige gevallen.

Mijne proef is in 1886 begonnen en nog niet geheel geeindigd. Haar omvang was zeer wisselend. Aanvankelijk bestond zij uit slechts een paar planten; in 1891 had ik voor de hoofdproef meer dan 300 exemplaren, in de latere jaren meestal veel minder.

Roode klaver geeft met eigen stuifmeel geen zaad, ten minste niet in mijne culturen. Een geheel geisoleerde plant, hoe rijk ook bloeiende en hoe druk ook door insecten bezocht, draagt geen zaad. Staat echter in denzelfden tuin, zij het ook op vrij grooten afstand, een bed met klaver van de zelfde soort maar van een andere variëteit, dan draagt de plant rijkelijk zaad, maar uit dit zaad komen uitsluitend bastaarden op[1]). Men moet dus, na het uitkiezen der zaaddragers vóór den bloei, deze te samen laten bloeien. Blijkt dan, bij een laatste telling der bladeren één hunner de beste te zijn, en kiest men dezen om zijn zaad het volgend jaar uit te zaaien, zoo is dit exemplaar wel de moeder voor de volgende generatie, maar de vaders schuilen onder de overige zaaddragers.

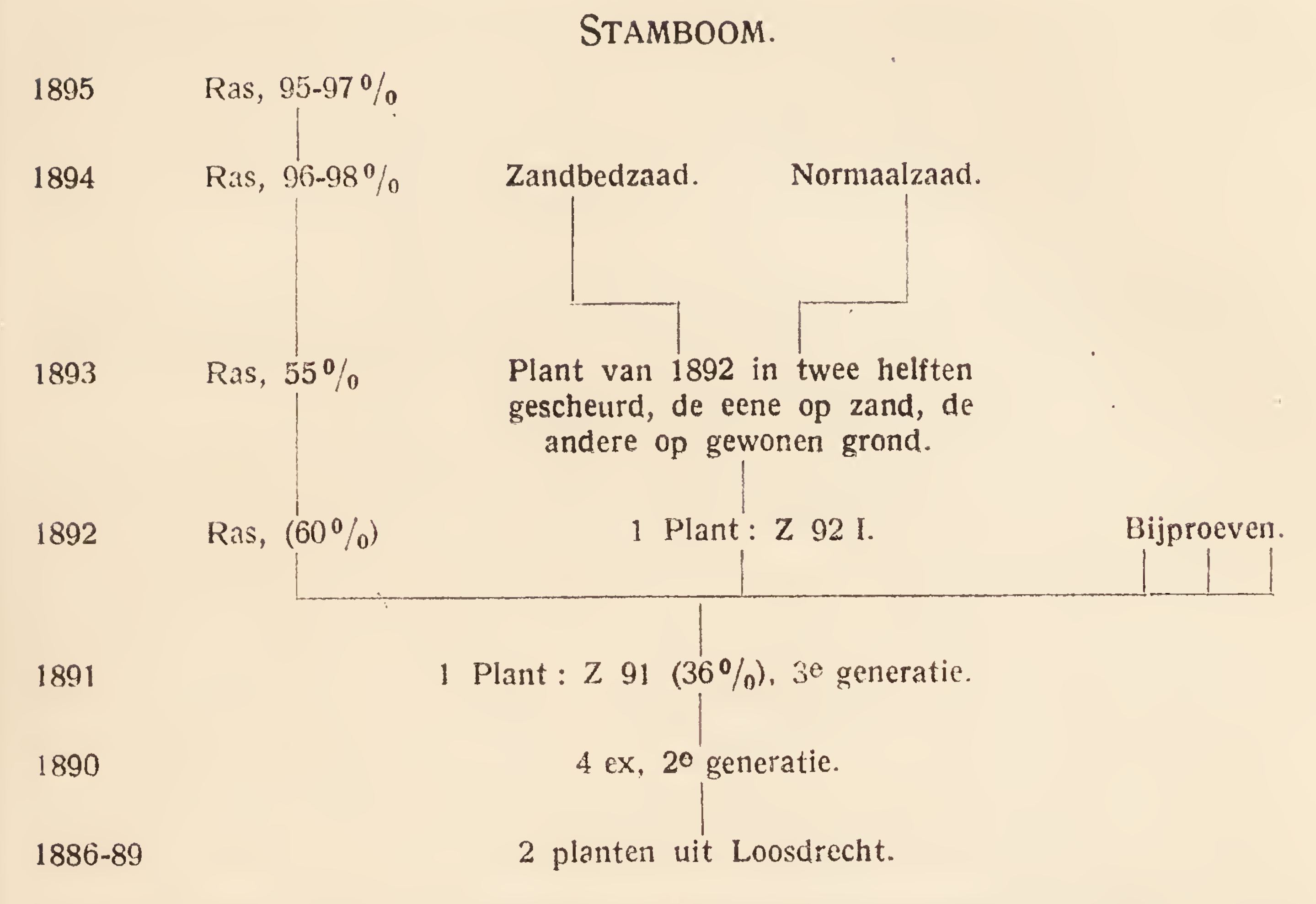
Kiemplanten van roode klaver ontplooien, boven de zaadlobben, allereerst een éénschijvig blad. Daarop volgen de drieschijvige. Dit eenschijvige of primordiale blad ondergaat de variatie even goed als de latere bladeren; het wordt daarbij 2- en 3-schijvig, soms zelfs 4- en meerschijvig. Zoolang in mijne proef 4- en 5-schijvige bladeren zeldzaam waren, was het eerste blad steeds enkelvoudig. In deze periode heb ik mijne planten in den tuin uitgezaaid en kon ik selectie eerst bij of na het eerste dunnen toepassen. In 1892 en 1893 ben ik begonnen in eene broeikas, onder glas, te zaaien; de variatie werd toen in het primordiale blad zichtbaar. Sedert heb ik dit steeds gedaan en de selectie allereerst op het aantal schijven van dit blaadje gegrond. Vele honderden kiemplanten konden op deze wijze jaarlijks vergeleken worden, zoodat de keus een veel scherpere werd.

Stamboom van het vijfschijvig ras.

Voor een juist begrip van mijne proef, maar vooral voor een korte en toch duidelijke beschrijving der afzonderlijke jaargangen en culturen, geef ik hier in de eerste plaats een overzicht van hunnen onderlingen samenhang in den vorm van een stamboom. Tot toelichting moge het volgende dienen.

In 1886 vond ik onder Loosdrecht eenige planten van *Trifolium pratense* met eenige viertallige bladen en één vijftallig blad. Ik

1) Over deze proeven hoop ik later te berichten.



N. B. – De % cijfers in 1892-1895 zijn zoogenoemde erfcijfers, zij geven het aantal kiemplanten met 2-3tallig primordiaal blad aan; de telling in 1892 geschiedde naar een eenigzins gewijzigde methode op de 3 eerste bladeren, zie blz. 61. Het cijfer 36% in 1891 wijst het gehalte aan 4-5schijvige bladeren op de volwassen plant aan.

---

plantte daarvan twee exemplaren naar mijn proeftuin over. Zij droegen in de drie volgende jaren wederom eenige vier- en vijfschijvige bladeren. In Juli en September 1889 telde ik 46 drietallige en 19 vijftallige bladeren, en een veel grooter aantal normale. Zes- en zevenschijvige bladeren hebben deze planten in al die jaren niet voortgebracht.

In 1889 verzamelde ik hun zaad, en zaaide dit in 1890 uit. Ik kreeg ruim 100 krachtige planten, waarvan ongeveer de helft viertallige bladeren voortbracht en de overige niet. De laatsten werden gerooid, deels in het einde van Juli, vlak vóór den bloei, deels tijdens den bloei. Op 1 September werden de 4 beste planten gespaard en alle overige gerooid. Deze vier planten hadden te zamen 69 viertallige en 44 vijftallige bladeren. Van de gerooide telde ik de bladeren op de 12 beste planten en vond 48 viertallige en 11 vijftallige. Dus gemiddeld 4 + 1 per plant. Zes en zevenschijvige bladeren ontbraken in dit jaar nog. Alleen de 4 zaaddragers zijn in den stamboom hierboven vermeld; hun zaad werd dooréén verzameld.

Uit dit zaad won ik in 1891 de derde generatie, die een omvang van meer dan 300 exemplaren bereikte.

Op deze 300 planten telde ik in de eerste dagen van Augustus, tijdens het begin van den bloei:

Drietallige bladeren . .	7189
Vier- en vijftallige „ . .	1177
Som. . .	8366

Dus 14 % vier- en vijfschijvige en nog geen zes- of zevenschijvige. Later in Augustus werd één, en op de zaaddragers in September werden zes zestallige bladeren gevonden.

En ten slotte ook een zeventallig blad. Op twee derden van dit ruim 10 ☐ meters groote bed telde ik ook de planten:

86	Exemplaren met meer dan vijf	4–5-tallige	bladeren.		
71	„ „ 1–5	„	„	„	
38	„ zonder	„	„	„	
195					

Zoodat er reeds omstreeks 80 % erven waren, tegen 50 % in de vorige generatie.

Tot de 20 % atavisten behoorden deels zwakke exemplaren, die te weinig bladeren hadden en dus wellicht toch geen atavisten waren, deels zeer krachtige sterk vertakte en bladrijke planten, die dus zonder twijfel atavisten waren, of anders uit de in 1890 niet buitengesloten gedeeltelijke bevruchting der zaaddragers door atavisten verklaard moeten worden.

Op een 50 tal planten telde ik de 4- en 5-tallige bladeren afzonderlijk en vond:

4-tallige	215
5- „	200
Som. . .	405

Dus waren er van beide soorten ongeveer even veel en had elke plant er van beide samen gemiddeld acht.

Men herkent hier den invloed van de voorkeur voor den symmetrischen bladbouw; zonder dezen zouden er waarschijnlijk meer vier- en minder vijfschijvige bladeren geweest zijn.

Den 5° Augustus werden omstreeks 20 exemplaren, die nog niet bloeiden, gespaard en alle overige gerooid. Deze 20 waren de rijksten aan 4–5-schijvige bladeren. Onder hen werden in September weer de 9 besten gekozen en alleen van deze zaad geoogst, dat dus echter ten deele door de andere bevrucht kan zijn. Op deze negen planten wisselde het aantal 4- en 5-schijvige bladeren van 21–36 %; zij gaven elk meest 1–2 cc. zaad.

Voor de voortzetting van het ras werd uitgekozen het zaad van de plant, die in den stamboom op blz. 57 aangeduid is als Z 91 (36 %), d. i. als zaaddrager van 1891 met 36 % 4- en 5-schijvige bladeren. Van de andere acht planten werd het zaad wel geoogst doch niet gezaaid.

In 1892 werd een deel van het zaad van de plant Z 91 voor de voortzetting van het ras en een deel voor bijproeven gebruikt. In dit jaar zaaide ik voor het eerst in schotels in een uitsluitend voor zaaiproeven bestemde kas van mijn laboratorium, ten einde de kiemplanten te kunnen beoordeelen en uitzoeken. Dit bleek zeer doelmatig te zijn, want terwijl in de vorige generatie het primordiale blad in alle planten nog enkelvoudig geweest was en de 3–4 daaropvolgende bladeren steeds nog slechts drie schijven gehad hadden, trad de variatie in dit jaar (1892) reeds in de eerste bladeren op. Onder vele honderden kiemplanten vond ik er negen, waar dit het geval was. Zij werden, na ontplooiing van het derde blad, in potjes geplant en later op een afzonderlijk bed bijéén geplaatst. Uit deze negen planten van 1892 is er later één gekozen als zaaddrager voor de voortzetting van het ras, en één voor een proef over den invloed van den grond op de variabiliteit. In den stamboom op blz. 57 zijn deze beide individuën aangeduid als „Ras (60 %)" en „Z. 92 I."

Behalve deze negen planten bleken er bij het uitzoeken der kiemplanten in 1892 nog negen andere te zijn, wier twee eerste bladeren normaal, wier derde blad echter viertallig was. Ook deze hebben gebloeid en zaad gedragen.

Zij waren allen uiterst rijk aan 4–5-schijvige bladeren, terwijl ook 6–7-schijvige in dit jaar talrijk voor handen waren.

Van 16 der genoemde 18 planten werd in het voorjaar van 1893 het zaad van elk afzonderlijk gezaaid; de beide andere hadden geen zaad gedragen. Toen de kiemplanten 3 bladeren ontplooid hadden, werden zij gesorteerd en geteld. Was het aantal schijven op deze normaal, zoo werden de kiemplanten normaal genoemd, was het grooter dan 1 + 3 + 3, dan waren zij varianten. Zoo telde ik in het geheel:

Normale kiemplanten . .	938.
Varianten	2471.
Som. .	3409.

Deze „normale kiemplanten" hebben, voor zoover zij uitgeplant werden, later nagenoeg allen een min of meer groot aantal 4–7-schijvige bladeren voortgebracht; ook zij zijn dus, in dezen zin, *erven*.

Voor elk der 16 zaaddragers werd het gehalte aan varianten afzonderlijk geteld, het wisselde van 17–63 %.

De volgende cijfers geven een overzicht van de betrekkelijke waarde der 16 zaaddragers, beoordeeld naar het %-gehalte aan varianten in hun zaad. Dit cijfer wordt genoemd *erfcijfer*.

Het erfcijfer lag tusschen:

10–20 %	21–30 %	31–40 %	41–50 %	51–60 %	61–70 %
voor 1	7	3	2	2	1

zaaddragers.

Het maximum van deze reeks ligt tusschen 21 en 30 % (de cijfers waren 22, 24, 25, 25, 26, 27 en 30) en men kan het dus veilig op omstreeks 25 % stellen.

Uit deze 16 zaaddragers koos ik er nu twee, die mij de beste toeschenen. Eén voor de voortzetting van het ras, één voor de voedingsproef. Ik beoordeelde ze deels naar hun erfcijfer, deels naar het aantal bladschijven, die de drie eerste bladeren van de zaaddragers zelven gehad hadden. Ik koos daarom:

Voor het ras, een plant met het erfcijfer 60 %, de eenige zoo hooge, wier primordiaal blad drieschijvig geweest was. Haar beide volgende bladeren waren vierschijvig geweest. Een uitstekende erve dus.

Voor de voedingsproef, een plant met het erfcijfer 41 %, het hoogste van die, wier primordiaal blad tweeschijvig geweest was.

In den stamboom op blz. 57 zijn deze beide planten voor 1892 als „Ras (60 %)" en „Z. 92 I" aangeduid.

Gelijk te verwachten was, was na zulk een keuze de verdere vooruitgang verzekerd. Een groote omvang der culturen was daarbij volstrekt niet meer noodig. Ik koos in 1893 uit het zaad van de rasplant van 1892 met 60 % twaalf kiemplanten. In al deze was het primordiale blad drieschijvig en waren de beide volgende bladeren of beide of één van beiden 4–5-schijvig.

In Juli 1893 werden deze planten, op het punt van te gaan bloeien en terwijl elk een honderdtal bladeren droeg, zeer nauwkeurig onderzocht. Er waren 4 planten met 27, 30, 33 en 34 zevenschijvige bladeren, de overige planten hadden 4–5 zulke bladen met uitzondering van twee, die er geen hadden. Bladen met meer dan zeven bladschijven kwamen niet voor.

Het exemplaar, dat 34 zevenschijvige bladeren had, bleek ook het hoogste erfcijfer te hebben, toen het zaad in het voorjaar van 1894 uitgezaaid werd. Het gaf op 209 kiemplanten 51 met tweeschijvig en 64 met drieschijvig primordiaalblad, samen dus 55 %. Het werd dus als zaaddrager uitgekozen (zie bladz. 57).

Dit cijfer is hooger dan dat van 1892, al is dit — 60 % — in schijn beter. Want die 60 % zijn kiemplanten, die in de eerste *drie* bladeren meer dan 1 + 3 + 3 schijven hadden; de 55 % van 1893 zijn kiemplanten, wier primordiaalblad twee- of drietallig was. Dit was in het vorige jaar nog slechts in één enkele kiemplant het geval geweest. De kiemplanten, die volgens dit kenmerk niet meetelden bij het erfcijfer, werden toch later planten, rijk aan meerschijvige bladeren, ten minste voor zooverre zij uitgeplant werden.

In 1894 zaaide ik dus alleen van de plant met 55 % erven, gerekend naar het primordiale blad. Ik koos twintig exemplaren, wier primordiaalblad drieschijvig en wier volgend blad 4- of 5-schijvig was. Zooals men ziet, neemt bij toenemende erfkracht de scherpte der selectie telken jare toe en wordt hiervan gebruik gemaakt om den omvang der cultuur te verminderen. Van deze 20 planten droegen er 18 zaad; dit werd voor elk afzonderlijk geoogst en gezaaid en voor de bepaling van het erfcijfer gebruikt. Als erven golden nu wederom alleen de kiemplanten met 2- en 3-schijvig primordiaal blad. Het erfcijfer was nu:

voor	11	zaaddragers	70–90 %
voor	5	„	91–96 %
voor	2	„	98–99 %

Gemiddeld was het 88 %. De kiemplanten, die volgens dit kenmerk geen erven waren, maakten echter reeds spoedig 4–5-tallige bladeren.

De zaaddragers met 96–99 % hadden bijna alleen kiemplanten met drieschijvig primordiaalblad, slechts enkele met tweeschijvig.

Hiermede schijnt mijn ras de hoogte bereikt te hebben, die het bij verdere voortzetting en bij gelijkblijvende selectie en cultuur behouden zal. Planten zonder 4-meerschijvige bladeren komen niet meer voor, bij goede keuze vormen zulke bladeren geregeld de meerderheid. Verscherpte selectie zou misschien tot een nagenoeg zuiver zevenschijvig ras kunnen leiden.

In het zaad, dat ik op de zaaddragers van 1895 oogstte en in het voorjaar 1896 zaaide, waren de erfcijfers 68–97 %, gemiddeld 82 %, dus eer iets lager dan iets hooger, dan in de vorige generatie.

De analogie met wat ik in proeven met variëteiten van andere soorten gezien heb, doet mij aannemen, dat hier een constant ras bereikt is en dat de wisseling in de cijfers aan continue variabiliteit is toe te schrijven en dus door selectie wellicht nog te verminderen, maar waarschijnlijk nooit geheel weg te nemen is. Ik heb daarom in het voorjaar van 1896 de voortzetting van het ras (behalve voor

de productie van ruilzaad) gestaakt, tot betere methoden mij wellicht later meer kans op vooruitgang beloven.

Voedingsproef. — Deze vond, zooals op blz. 57 uit den stamboom te zien is, met een zijtak van de ras-cultuur, die in 1892 daartoe gekozen werd, plaats (zie ook blz. 60).

Zij strekte zich uit over twee generatiën (1892/93 en 1894).

De plant Z 92 I, in den stamboom vermeld als gekomen uit hetzelfde zaad als de rasplanten van 1892, had zelf haar primordiaalblad tweeschijvig gehad en had als erfcijfer 41 %, derwijze, dat haar zaad, in 1892 gerijpt en in 1893 gezaaid, 41 % kiemplanten voortbracht, waarvan minstens één der drie eerste bladeren meer schijven had dan normaal.

Deze plant werd nu gescheurd, van hare beide helften kwam er één op een goed bemest bed met gewonen grond, de ander op een onbemest bed met nagenoeg zuiveren zandgrond. Beide helften groeiden goed, de eerste natuurlijk krachtiger dan de tweede. Op het einde van Augustus, toen het zaad geoogst was, telde ik op beide helften een gelijk aantal bladeren en vond:

Bladeren met bladschijven:	3	4	5	6	7
Op gewonen grond	12	25	34	20	18
Op zandgrond	18	19	35	19	17

Dus geen merkbaar verschil, maar op beide helften een zeer voldoende curve met den top op 5 schijven.

Ook droegen beide helften even groote en ongeveer even veel zaden. Beide waren door de gelijktijdig en op ongeveer gelijken afstand van elk hunner bloeiende planten van de rascultuur bevrucht[1]).

Dit zaad werd voor beiden afzonderlijk in twee schotels uitgezaaid. Beoordeeld op de *drie* eerste bladeren bevatte het zaaisel op 150–200 exemplaren:

Op gewonen grond geoogst zaad	30 %	erven.
Op zandgrond „ „	24 %	„

Dus een klein verschil ten voordeele van de betere voeding. De „erven" werden nu gesorteerd naar het aantal bladschijven van hun primordiaalblad.

Bladschijven:	1	2	3	som.
Uit gewoon zaad	16	12	13	42 ex:
Uit zandgrondzaad	24	10	13	47 ex:

---

1) Beter ware eene bevruchting door de twee helften van een andere, eveneens gescheurde en even zoo behandelde plant geweest, doch de daartoe bestemde exemplaren zijn te vroeg gestorven.

Dus wederom een klein verschil in dezelfde richting.

De erven met drietallig primordiaalblad werden nu ter verdere vergelijking in goeden grond uitgeplant, ten getale van 12 voor elke moederhelft. Toen in Juli de planten elk 20 en meer stengels hadden, werden van elke groep de 10 beste gerooid en onderzocht. Zij droegen samen omstreeks 2500 bladeren, die voor elke plant gesorteerd en geteld werden. Uit de zóó gewonnen cijfers heb ik de gemiddelden voor de twee groepen in percenten berekend. Ik vond:

Aantal bladschijven	3	4	5	6	7
% Aantal bladen uit gewoon zaad	14	13	25	16	32
Uit zandbed-zaad	39	13	23	10	15
Verschil	— 25	0	+ 2	+ 6	+ 17.

Zoodat er nu een zeer duidelijk verschil ten voordeele van de normale cultuur was.

In deze cijfers ziet men wederom de voorkeur voor den symmetrischen bladbouw, die de cijfers in de kolommen 4 en 6 laag maakt en de curven daardoor tweetoppig doet zijn.

Uit deze proef mag men afleiden, dat uit goed gevoed zaad planten voortkomen, die bij gelijke behandeling meer vier- en meerschijvige bladeren voortbrengen dan planten uit slecht gevoed zaad. Doch de verschillen zijn niet groot en slechts bij goede cultuur en zorgvuldige behandeling boven twijfel verheven.

Goede voeding doet de planten vroeger krachtig worden, doet de later te bespreken „groote periode" vroeger intreden en dit kan op zich zelf maken, dat de goed gevoede planten op gelijken leeftijd rijker aan meerschijvige bladeren zijn.

Bij eene herhaling van zulk eene proef zou het wenschelijk zijn, haar met meer individuën te nemen en vooral haar over meer dan twee generatiën uit te strekken, ten einde aanvankelijk kleine verschillen nog grooter te doen worden.

Symmetrie der meerschijvige bladeren. — De vermeerdering van het aantal bladschijven bij onze variëteit berust op zoo genoemd lateraal dédoublement[1]). Het gewone viertallige blad ontstaat daardoor, dat één der beide zijblaadjes zich splitst. Daarbij blijft zijn hoofdnerf onveranderd en één der zijnerven wordt tot hoofdnerf van het vierde blaadje. Treft deze verdubbeling beide zij-

1) In tegenstelling met de gewone, mediane of terminale verdubbeling, waarover later zal worden gesproken, zie blz. 70.

blaadjes, dan ontstaat een vijftallig blad (Plaat I, Fig. 4); het eindblaadje is dan onveranderd.

Gaat de verdubbeling nog verder, dan treft zij ook het eindblaadje, dat nu óf eenerzijds, óf beiderzijds een nieuw blaadje kan afsplitsen. In het laatste geval ontstaat een zevenschijvig blad (Plaat I, Fig. 5), dat geheel symmetrisch van bouw is.

Fig. 4 en 5 stellen de gewone gevallen der symmetrische 5- en 7-schijvige bladeren voor; Fig. 6 en 7 zijn een paar uitgezochte bladeren, die de zooeven gegeven verklaring op den eersten blik als de juiste doen kennen. In beide laatste figuren is nl. de splitsing van het eindblaadje niet volkomen.

Zulke onvolkomen splitsingen zijn betrekkelijk zeldzaam, ook in 4- en 6-schijvige bladeren. Op de honderd vier- of meerschijvige vond ik er echter bijna telken jare wel minstens één of twee. Er bestaat dus een bepaalde voorkeur voor de volkomen splitsing, of, in andere woorden, de kans op deze is veel grooter.

Konden de zijblaadjes zich, evenals het eindblaadje, in drieën splitsen, zoo zouden 8- en 9-schijvige bladeren ontstaan. Dit is in mijne cultuur nooit geschied, ofschoon telken jare de planten hierop nauwkeurig onderzocht werden, als zij vele honderden zes- en zevenschijvige bladeren droegen. Meer dan zeven blaadjes ontstaan slechts door terminaal dédoublement (bv. Plaat I, fig. 3). Ik kom daarop later nog terug.

Asymmetrische bladeren zijn in het algemeen zeldzamer dan de symmetrische, of, waar dit niet zoo is, ten minste zeldzamer dan de loop van een gewone halve curve zou doen verwachten. De curven toonen op de ordinaten van 4 en 6 bladschijven dalingen. En dit geldt zoowel voor het begin mijner proef als later, d. w. z. zoowel bij een klein als bij een groot aantal meerschijvige bladeren.

De symmetrie is trouwens eene eigenschap, die niet van het aantal bladschijven afhankelijk is, maar omgekeerd dit beheerscht. Zij is een der oudste eigenschappen in het planten- en dierenrijk.

Tot staving voer ik eenige cijfers uit het jaar 1892 aan, ontleend aan planten, die nog nagenoeg geen zes- en zevenschijvige bladeren hadden. Ik kies vier voorbeelden, elk voor een groep van 10 planten.

	3-tallig	4-tallig	5-tallig.
1) Alle bladeren geteld:	28 %	23 %	48 %.
2) Alleen stengelbladeren:	35 %	27 %	38 %.
3) Alle bladeren geteld:	41 %	23 %	36 %.
4) Alleen stengelbladeren:	36 %	17 %	46 %.

De beide eerste groepen waren van in schotels gezaaide en later uitgeplante exemplaren; de beide laatste van in den tuin gezaaide en niet verplante individuën. Het aantal getelde bladeren per 10 planten bedroeg 300 à 400. De viertallige bladeren zijn overal duidelijk in de minderheid.

Hetzelfde ziet men in de cijferreeksen, die in den loop van dit opstel reeds aangehaald zijn of nog vermeld zullen worden.

Vervroegd optreden der variatie. — Darwin heeft herhaaldelijk er op gewezen, dat eene afwijking, die bij een plant eerst op zekeren leeftijd zichtbaar wordt, bij voortdurende selectie op allengs vroegeren leeftijd begint in te treden. Van dezen belangrijken regel geeft onze proef nu een nieuw en zeer duidelijk voorbeeld, zooals uit het volgende overzicht zal blijken.

In de tweede generatie, in 1890, werden de eerste viertallige bladeren in Juli, juist twee maanden na het uitzaaien, waargenomen. Evenzoo in de volgende generatie in 1891.

In 1892 waren er een aantal planten, wier tweede of derde blad reeds viertallig was, en één exemplaar, waarvan het primordiale, gewoonlijk enkelvoudige, blad drietallig was. Aan alle overige erven kwamen de vier- en vijftallige bladeren eerst later, soms eerst veel later voor den dag.

In het zaad, dat ik in 1892 oogstte, bracht elke zaaddrager eenige kiemplanten met 2–3-schijvig primordiaal blad voort; op zeer enkele exemplaren was toen (in 1893) het eerste blad na het primordiale vijfschijvig. In de oogst van 1893, die in 1894 kiemde, waren enkele plantjes met een vierschijvig primordiaal blad, iets wat ik vroeger nog niet aangetroffen had.

In nagenoeg elke generatie trad de variatie dus iets vroeger in dan in de voorafgaande.

Het gevolg hiervan is de toenemende scherpte der selectie geweest, zooals die bij de bespreking van den stamboom reeds vermeld is. In de eerste generatie gold de aanwezigheid van 4- en 5-tallige bladeren op de volwassen plant als grond der keuze, in de beide volgenden het % aantal dier bladeren. Met het voorjaar van 1893 begon de keuze naar de erfcijfers; deze cijfers waren toen nog slechts voorloopige, daar zij op de beoordeeling der drie eerste bladeren berustten; later werd alleen het primordiale blad als kenmerk gebruikt. In de allerlaatste generatiën werden alleen kiemplanten met drieschijvig primordiaal blad voor zaaddragers bestemd; die met een tweeschijvig blaadje werden daartoe niet meer voldoende geacht.

Ik doe ten slotte nog opmerken, dat het gebruik van de erfcijfers en van de primordiale bladeren leidt tot een tweemalige keuze in elke generatie. Zoodat ook daardoor de selectie scherper geworden is.

En eindelijk, terwijl in 1891 ruim 300 planten op een uitgebreidheid van meer dan 10 □ meters stonden, konden later voor elken zaaddrager gemakkelijk 100–200, soms ook meer, kiemplanten beoordeeld en geteld worden. Bij veel geringeren omvang der cultuur werd dus het aantal der voor de selectie gesorteerde individuën op deze wijze veel grooter. Het bedroeg b. v. in 1893 nagenoeg 2500, terwijl daarvan slechts een twintigtal in den tuin verder behoefden te worden gekweekt.

Een ander geval van den zelfden regel vindt men, als men het eerste optreden der zes- en zevenschijvige bladeren in mijn ras nagaat. De planten, oorspronkelijk uit Loosdrecht gebracht, hebben in den loop van drie jaren (1886–89) geen zulke bladeren voortgebracht. In 1890 werden er in de tweede generatie ook geen aangetroffen. In 1891 (3ᵉ generatie) werd het eerste zestallige blad op 300 planten eerst in Augustus gevonden, in den nazomer volgden daarop nog enkele en ook een zeventallig. In 1892 (4ᵉ generatie) waren zes- en vooral zeventallige bladeren wel talrijker, doch pas laat in den zomer zichtbaar. In 1893 (5ᵉ generatie) waren er in het begin van Juli reeds talrijke zevenschijvige bladeren en in de 6e generatie in 1894 werden deze reeds onder de eerste bladeren der kiemplanten aangetroffen.

Groote periode der variabiliteit. — Het vervroegde optreden der variatie is een gevolg van het bestaan van een „groote periode”, en van de toenemende intensiteit der variatie. Het woord „groote periode” gebruik ik hier in den zin van Harting en Sachs: aan elke loot neemt de groeikracht eerst toe, bereikt dan een maximum en neemt ten slotte weer af. Men ziet dit algemeen aan de lengte der internodiën, aan de grootte der opeenvolgende bladeren en zijtakken, enz.

De kans op het voortbrengen van vier- en meerschijvige bladeren neemt nu bij de klaver eveneens aan elke loot eerst toe, bereikt dan een maximum, om later, hoewel soms eerst zeer laat, weer af te nemen. Dit geldt zoowel voor de hoofdas, die de wortelbladeren draagt, als voor de stengels en hunne zijtakken. Ik heb hierover, met name in 1892, uitvoerige schetsen en tabellen gemaakt, doch acht het onnoodig die mede te deelen.

Wanneer dus eene as slechts één viertallig blad maakt, zal dit, in den regel, op het middelste gedeelte geplaatst zijn. Neemt het

aantal abnormale bladeren toe, zoo zullen zich deze, naar onderen en naar boven, over een des te grooter deel der as uitstrekken, naarmate zij talrijker zijn. In die mate zullen ook op dit gedeelte de normale bladeren zeldzamer worden[1]). Een en ander verklaart m. i. het vervroegde optreden voldoende. Goede rasplanten hebben sinds 1892 steeds meer dan de helft hunner bladeren 4-meerschijvig en daardoor wordt van zelve de kans, dat ook onder de allereerste bladeren deze afwijkingen zullen voorkomen, natuurlijk zeer groot.

Ook voor de selectie hebben deze regels een belang, daar zij de voldoende zekerheid geven, dat de beste erven over het algemeen die zullen zijn, die het vroegste als zoodanig herkend kunnen worden. En de uitkomst mijner selectie in de laatste jaren heeft omgekeerd de juistheid van deze gevolgtrekking bevestigd.

Omgekeerde halve Galton-curven. — Dat mijne selectie de oorspronkelijke halve Galton-curven in symmetrische curven met den top op den ordinaat van vijf bladschijven doet overgaan, is uit een aantal der boven aangehaalde cijferreeksen reeds voldoende gebleken. Enkele voorbeelden zal ik nog later aanvoeren.

Thans wensch ik echter het merkwaardige verschijnsel te bespreken, dat er bij sterke vermeerdering van het aantal zevenschijvige bladeren niet een nieuwe symmetrische curve ontstaat, maar slechts een zoogenoemde halve, die van 7 naar 3 afdaalt.

Dit verschijnsel heb ik in 1894 onderzocht aan de planten, die uit het op normalen grond gewonnen zaad van de plant Z 92 I ontstaan waren (zie den stamboom op blz. 57) en die in Juli tijdens de volste ontwikkeling gerooid werden, zooals op blz. 62 vermeld is.

Het waren tien planten, elk met talrijke stengels, doch nog niet bloeiende. Enkele onderste bladeren waren natuurlijk reeds verrot, de allerjongste waren nog toegevouwen. De overige bladen werden voor elke plant afzonderlijk gesorteerd en geteld. De zoo verkregen tabel heb ik in percentcijfers omgerekend; alleen deze zal ik hier aanvoeren.

Onder deze tien planten was er ééne (A), wier curve nog den oorspronkelijken vorm had, en ééne (B), die eene symmetrische curve toonde. Hare cijfers waren in percenten:

---

1) Een zeldzaam regelmatig voorbeeld van deze groote periode trof ik in 1894 aan een zijtak aan. Het aantal bladschijven, op de 8 afzonderlijke bladeren van dezen tak geteld en in de volgorde der bladeren opgeschreven, te beginnen met het onderste blad, was 3, 4, 5, 6, 7, 5, 5, 4.

Aantal bladschijven:	3.	4.	5.	6.	7.	Totaal aantal bladeren.
Aantal bladeren A:	75	19	5	0	1	216.
„ „ B:	17	16	37	14	16	172.

Zooals reeds herhaaldelijk werd opgemerkt, zijn deze beide vormen de gewone in mijn ras, de eerste het type bij geringe selectie en voor de atavistische individuën, de laatste het eigenlijke rastype. De planten opgekweekt uit het zaad, dat van den zelfden zaaddrager doch op een zandbed geoogst was (zie blz. 62), toonden voor de helft het eerste type, voor de andere helft in hoofdzaak het tweede.

Onder de boven bedoelde tien planten waren er vijf met *omgekeerde halve Galton-curven.*

Hare cijfers, het percentisch gehalte aan bladeren met verschillend aantal bladschijven uitdrukkende, waren de volgende:

Aantal bladschijven.	3.	4.	5.	6.	7.	Totaal aantal bladeren.
Plant No. 1	9	8	18	15	50	72.
No. 2	13	6	20	15	46	107.
No. 3	8	5	27	18	42	60.
No. 4	8	10	24	19	37	99.
No. 5	22	15	18	20	25	147.
Gemiddeld.	12	9	22	17	40	97.

Bladeren met meer dan zeven bladschijven werden bij deze tellingen niet gevonden.

Vergelijkt men met deze cijfers wat over de „groote periode" gezegd is, zoo blijkt, dat zij eene kleine wijziging zouden ondergaan, als ook de eerste, onderste, nu reeds verrotte en evenzoo de bovenste, jongste, nog niet ontplooide medegeteld hadden kunnen worden. Er zouden dan wat meer bladeren met een kleiner aantal bladschijven geteld zijn, de steilte der curven zou daardoor eenigzins afgenomen zijn.

Omgekeerde curven heb ik niet alleen in deze proef waargenomen; zij kwamen ook elders in mijn ras voor, zijn echter over het algemeen veel zeldzamer dan de symmetrische curven met den top op den ordinaat der vijfschijvige bladeren. Individuën, op welke op den eersten oogopslag de meeste bladeren zes- en zevenschijvig zijn, zijn uit den aard der zaak in den regel die, welke omgekeerde curven vertoonen.

Het uiterste geval, dat ik aangetroffen heb, was een zwakke plant, die in het begin van Juli nog bijna geen stengels had en slechts 44 bladeren droeg.

Haar cijfers waren:

Aantal bladschijven:	3.	4.	5.	6.	7.
„ bladeren in %	5	0	5	15	75

Ten slotte geef ik voor de verschillende generatiën mijner proef het volgende overzicht van de voor elken jaargang het meest typische cijfers. Ik kies daartoe de bovengenoemde plant No. 1 (blz. 68) en hare voorouders:

Aantal bladschijven:	3.	4.	5.	6.	7.
1889	∞	26	7	0	0
1890	∞	69	44	0	0
1891	63 %	10 %	26 %	1 %	0
1892/93	14 %	20 %	32 %	18 %	16 %
1894	9 %	8 %	18 %	15 %	50 %

In het jaar 1889 zijn de bladeren op de oorspronkelijke, te Loosdrecht gevonden planten geteld; in 1890 op de vier zaaddragers der 2[e] generatie. De drietallige bladeren werden toen niet geteld. De lijn voor 1891, van een plant met 316 bladeren, en die voor 1892–93 van een individu met 217 bladeren zijn typisch voor die jaren.

In de houtsnede zijn de drie laatste regels dezer tabel graphisch voorgesteld. Men ziet voor 1891 den gewonen vorm der halve Galton-curven, voor 1892 den symmetrischen vorm met den top op 5 bladschijven en voor 1894 de omgekeerde halve Galton-curve.

De vroeger besproken voorkeur voor symmetrische bladeren is in deze curven wederom zeer in het oog loopend. Op de ordinaten 4 en 6 zijn de beide halve curven zeer sterk omlaag gedrukt, de symmetrische curve slechts onduidelijk.

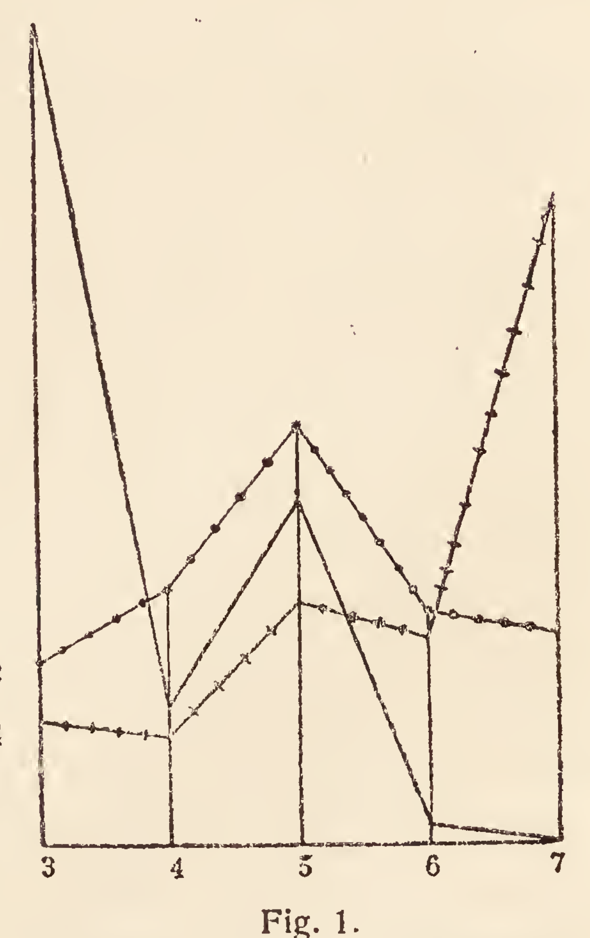


Fig. 1.
Trifolium pratense quinquefolium.
Op de abscis stellen de cijfers 3-7 het aantal bladschijven per blad voor, terwijl de lengte der ordinaten het aantal bladeren voor elk schijvenaantal aangeeft.
1891. Gewone halve Galton-curve.—
1892. Symmetrische curve der variëteit.—.—.—.—
1894. Omgekeerde halve Galton-curve.—|—|—|—

Mediaan of terminaal dédoublement. — Even goed als een enkelvoudig kan zich ook een gevind of een drietallig blad langs zijn

middennerf splitsen. Deze splitsing kan in het algemeen zeer verschillende diepten bereiken, van tweetoppige bladeren tot gesplitste phyllopodiën toe. Geldt het een drietallig blad, zoo kunnen zich de volgende gevallen voordoen.

1° Het eindblaadje kan tweetoppig zijn, met gespleten hoofdnerf. 2° Er kunnen twee eindblaadjes zijn; dit is dan een geval van klaveren-vier, dat echter zeer veel zeldzamer schijnt te zijn, dan het gewone geval. 3° Ook de steel kan min of meer diep gespleten zijn; elke helft draagt dan aan zijn top een drietallig blad. 4° De splijting dringt in de streek der steunblaadjes door; men heeft dan b. v. op ééne scheede vier steunbladslippen en twee drietallige bladeren. Op Plaat I, fig. 3, ziet men dit geval afgebeeld, waarbij tevens de okseltak gedédoubleerd is. Al deze gevallen komen niet alleen in mijn ras, maar ook bij de gewone roode klaver voor.

Zij zijn trouwens algemeen bekend en ik zoude er niet over spreken, ware het niet, dat zij zoo licht aanleiding geven tot verwarring met de variatie, die ons in dit opstel bezig houdt.

Treft de terminale verdubbeling of de splitsing volgens het mediane vlak een vijfschijvig blad en gaat het tot in of door de aanhechtingsplaats der bladschijven op den top van den bladsteel, zoo kan deze daardoor twee groepen, elk van vijf bladschijven dragen. Zoo is het 10-schijvige blad ontstaan, dat op Plaat I in Fig. 2 is afgebeeld. Even zoo ontstonden in mijne culturen enkele malen achtschijvige bladeren. Ook vond ik, in 1894, een blad met gespleten steel; de eene arm droeg drie, de andere vijf, te zamen dus acht bladschijven. Men zou zoo ook veertienschijvige bladeren kunnen aantreffen.

Het is duidelijk, dat men uit het voorkomen van zulke 8–10-schijvige bladeren geen bezwaar kan maken tegen de stelling, dat door het gewone, laterale dédoublement geen bladeren met meer dan zeven schijven worden veroorzaakt. In mijn ras gelden zij als eene bijkomende discontinue variatie, niet als een geval, dat tot de continue vormenreeks van het ras behoort.

Ongelukkig is in de literatuur, bij de vermelding van 8- of meerschijvige bladeren van klaver, niet altijd op dit principieele verschil gelet.

Bijkomende variatiën. — Wanneer men selectie-proeven gedurende eenige jaren voortzet, vertoonen zij bijna altijd bijkomende variatiën. Andere erfelijke eigenschappen, als die men wenscht te versterken, komen van tijd tot tijd voor den dag. Wellicht is dit voor een deel aan de goede voeding en behandeling der planten, zeer zeker voor

een ander deel aan het groote aantal exemplaren en het voortdurende nauwkeurige onderzoek van deze toe te schrijven.

Deze bijkomende variatiën komen dan, als zij eenmaal gezien zijn, van tijd tot tijd weer terug, sommige dikwijls, andere zeldzaam. Dit terugkeeren geschiedt nu eens in den hoofdstam van den stamboom, dan weer in zijtakken daarvan, als men ten minste verschillende lijnen aanhoudt. En het geschiedt, niettegenstaande bijna nooit de individuën, die het toonen, tot zaaddragers gekozen worden. Want voor de meeste proeven zijn de zuiverste rassen de beste en bijkomende variatiën dus niet gewenscht.

In vorige opstellen heb ik doen zien, hoe dit terugkeeren pleit voor de aanwezigheid van een erfelijken aanleg voor elk der bedoelde discontinue variatiën. In het bijzonder heb ik voor de roode klaver het herhaalde voorkomen van bekers in mijn ras beschreven[1]).

Ik wensch thans nog enkele andere afwijkingen, die in mijn ras herhaaldelijk voorkwamen en dus als erfelijk beschouwd mogen worden, te vermelden.

Tricotylen, zeer enkele tetracotylen en syncotylen komen in de laatste jaren vrij regelmatig, hoewel steeds zeldzaam, voor. Evenzoo enkele bontbladerige individuën en in meerdere mate kiemplanten, wier beide zaadlobben wit blijven. Ook hun hypocotyl blijft wit. Zij ontplooien deze zaadlobben soms goed, soms onvolkomen en sterven, als de tegelijk en in den zelfden schotel gezaaide plantjes hun eerste of tweede blad ontplooien, uit gebrek aan voedsel af. Zij komen telken jare en in het zaad van bijna alle zaaddragers voor, meestal slechts enkele, soms zoo talrijk, dat zij het aantal sorteerbare kiemplanten op onaangename wijze verminderen. In 1893 heb ik deze „ziekte" voor het eerst bespeurd. In de zaaisels van de meeste zaaddragers van 1892 vond ik toen 1–3 % witte kiemplanten, in enkele 10–13 % (op omstreeks 200 kiemplanten). Sedert komen zij telken jare voor.

Fasciatiën ontbreken in mijn ras niet, doch zij zijn er veel zeldzamer, dan men volgens de voorhanden literatuur verwachten zou, daarentegen zijn bloemhoofdjes met gespleten as betrekkelijk talrijk. Ik vond ze telken jare.

Eindelijk de gevinde bladeren, die mij de belangrijkste bijkomende variatie van mijn ras schijnen te zijn en die het wel de moeite zou loonen, door selectie tot type van een eigen ras te verheffen. Ik

---

1) *Opera V*, blz. 535.

heb zulk een gevind blad daarom op Plaat I in Fig. 1 afgebeeld; zij zijn ook door vroegere onderzoekers meermalen aangetroffen.

Ik zag ze voor het eerst in 1893 en wel aan de plant, die in den stamboom op blz. 57 als Z 92 I is vermeld en die in 1893 voor de boven beschreven voedingsproef in twee helften werd gescheurd. Op die beide helften vond ik op elk een zevenschijvig blad, waarvan het drietallige eindblaadje gesteeld was; de vier onderste blaadjes zaten dus nog op één punt ingeplant.

In hetzelfde jaar zag ik een paar zuiver gevinde bladeren en tevens een als de twee boven beschrevene, met gesteeld drietallig eindblad, en daaronder een viertalligen krans. Het was een plant, die tevens bekers droeg en die tot de zaaddragers van het ras behoorde en als zoodanig een drieschijvig primordiaalblad gehad had. Zij bracht echter in het geheel slechts 7 zevenschijvige bladeren voort en werd dus voor de voortzetting van het ras niet uitgekozen.

In het jaar 1894 zag ik gevinde bladeren op 6 afstammelingen van Z 92 I, die er zelf ook gedragen had. Hun aantal bedroeg 1–7 per plant, in 't geheel 20 stuks. In 1895 en 1896 heb ik er geen aangeteekend, in 1897, in de tiende generatie van mijn ras, heb ik echter wederom één plant met enkele gevinde bladeren aangetroffen.

Verklaring van Plaat I.

Trifolium pratense quinquefolium.

Typische en afwijkende bladeren van dit ras, uit de culturen in den botanischen tuin te Amsterdam.

Fig. 1. Gevind blad, zeldzaam.
Fig. 2. Tienschijvig blad met terminaal dédoublement, zeldzaam.
Fig. 3. Terminaal gedédoubleerd blad. Op éène bladscheede ziet men vier steunbladslippen en twee drietallige groepen van bladschijven. Eveneens zijn twee okseltakken aanwezig.
Fig. 4. Klaveren-vijf, normaal blad van het ras.
Fig. 5. Klaveren-zeven, normaal blad van het ras.
Fig. 6. Klaveren-zeven, met onvolkomen splitsing in het eindblaadje.
Fig. 7. Klaveren-zeven, evenzoo gevormd, doch met diepere splitsing.

RÉSUMÉ.

Sur l'inversion des demi-courbes Galtoniennes.

Par la sélection les variétés à courbes unilatérales se laissent souvent partager en deux formes, dont l'une a une courbe bilatérale, mais à sommet nouveau, p. e. *Ranunculus bulbosus pleiopetalus*. De même les semis à courbes doubles se laissent diviser en deux races à courbes bilatérales; le sommet de chacune des deux courbes



 Fa P. W. M. Trap. impr.



nouvelles correspond dans ce cas à un des deux sommets de la courbe primitive (*Chrysanthemum segetum*).

A côté de ces deux types j'ai rencontré un cas où la courbe unilatérale, après avoir été changée par la sélection en une courbe symétrique à sommet nouveau, peut subir un déplacement ultérieur, redevenir unilatérale, mais avec une courbure opposée à celle de la forme primitive.

La gravure de la page 69 représente ces trois stades successifs. A l'année 1891 correspond une courbe unilatérale, descendant de l'ordonnée 3 jusqu'à l'ordonnée 7. En 1892 on a trouvé le sommet au milieu de la figure, en 1894 on a retrouvé une ligne unilatérale, mais descendant de l'ordonnée 7 jusqu'à l'ordonnée 3, c'est-à-dire en sens inverse de la courbe de 1891.

Cette succession de courbes m'a été présentée par la culture du trèfle dit à quatre feuilles ou plutôt par le trèfle à feuilles composées de cinq folioles au lieu de trois. C'est la race que j'ai signalée brièvement l'année précédente sous le nom de *Trifolium pratense quinquefolium* (*Opera V*, p. 13). Elle porte des feuilles dont le nombre des folioles varie entre 3 et 7, limites qu'elle ne dépasse pas. Les formes typiques de cette race donnent, du moins ordinairement, pour le nombre des folioles sur leurs feuilles une courbe symétrique, analogue à celle, représentée pour l'année 1892 dans la figure de la page 52; les feuilles quinaires y sont dans la majorité. Les formes atavistes ont la courbe unilatérale au sommet sur l'ordonnée des feuilles ternaires. Enfin par une sélection sévère et une bonne culture on peut arriver à mettre les feuilles à sept folioles dans la majorité; on a alors, parce que, même en ce cas extrême, la limite n'est pas dépassée, une courbe unilatérale inverse.

Les plantes de ma race ont une préférence très marquée pour les feuilles symétriques, les feuilles à cinq folioles paraissent être produites plus aisément que celles à quatre folioles, celles à sept limbes sont ordinairement plus nombreuses que celles à six limbes. De là ces dépressions dans les courbes sur les ordonnées 4 et 6, qui sont si frappantes dans notre figure (p. 52).

La courbe unilatérale à sommet gauche de notre figure n'est pas, à vrai dire, celle qui correspond à la forme primitive de la variété. Dans les prés et les champs on ne trouve, sur des milliers de feuilles ordinaires, que de très rares feuilles à quatre folioles, celles à cinq folioles y sont encore beaucoup plus rares. Ma courbe de 1891 était déjà le produit de la sélection pendant deux générations.

De la même manière on peut se demander si la courbe inverse de

1894 ne pourrait pas subir des changements ultérieurs au moyen de la sélection; il n'y a pas de doute qu'on pourrait faire prévaloir de plus en plus les feuilles septénaires (voir les chiffres en haut de la page 69); peut-être même pourrait-on aller jusqu'à produire une race dont toutes les feuilles, à quelques rares exceptions près, auraient sept folioles. Etant engagé dans d'autres expériences sur les phénomènes de l'hérédité dans cette race, je n'ai pas poursuivi ce but.

Le cours de l'expérience qui m'a procuré les courbes en question est représenté à la page 57 sous forme d'arbre généalogique. On y voit que j'ai commencé la sélection par deux individus trouvés dans un pré à Loosdrecht et que la race s'est améliorée pendant sept générations successives. Les chiffres de la table ne donnent pas en toute rigueur le degré de cette amélioration, vu que la sélection est devenue de plus en plus sévère. En 1891 j'ai choisi mes plantes à l'état adulte sur le nombre de leurs feuilles à 4–5 folioles; la meilleure plante en avait 36 %. Dans cette année les jeunes plantes n'avaient encore que des feuilles normales, il fallait faire la sélection peu de temps avant la floraison. Les plantes de 1892 ont été jugées premièrement d'après le même caractère, mais après par un caractère tout nouveau. J'ai semé les graines isolément pour chaque porte-graines et j'ai compté dans le semis combien de plantules montraient la déviation désirée dans les trois premières feuilles. Un individu-mère dont les graines produisirent le nombre de 60 % de ces plantules privilégiées a été choisi pour continuer la race. L'année suivante le progrès se montrait encore plus prononcé et une sélection encore plus sévère en était la conséquence. La feuille primordiale, simple dans le trèfle commun et simple jusque là dans ma race, à quelques exceptions près, était devenue binaire et ternaire dans un assez grand nombre de plantules, pour pouvoir limiter à elle le caractère de la sélection. Je trouvais un porte-graines dont 55 % des graines produisirent des feuilles primordiales à 2 ou 3 folioles, je ne plantai, pour continuer ma race, que de ce semis et en en éliminant tous les individus dont les feuilles primaires n'étaient pas ternaires. Le résultat en a été assez beau, vu que les deux années suivantes les meilleures porte-graines avaient 95–98 % de leur progéniture à feuille primordiale composée. Aussi, depuis, j'élimine toujours les plantules moins privilégiées sous ce rapport.

Ce progrès dans la sélection a eu pour résultat de diminuer singulièrement l'étendue de mes cultures. En 1890 j'opérais la sélection sur un nombre de cent individus lors de la floraison, en 1891 sur plus de trois cent plantes au moment où les premières fleurs com-

mençaient à s'épanouir. Dans les dernières années je n'eus qu'une culture d'environ 10–20 porte-graines dont je semai les graines isolément dans des terrines, de manière à faire toute la sélection en serre, avant de repiquer les jeunes plantules. Mais, si l'on voulait continuer l'expérience jusqu'à produire une race purement septemfoliaire, je pense qu'il faudrait retourner à la sélection sur grande échelle parmi des centaines d'individus sélectionnés sur les caractères des semis de leurs parents.

La sélection en terrine est beaucoup plus facile que celle dans le jardin. Dans l'année 1891 j'ai dû compter au mois d'Août sur 300 plantes 8366 feuilles dont 7189 étaient normales et dont 1177 avaient 4 ou 5 folioles. Parmi les dernières, ces deux types abnormaux se trouvaient représentés en nombres presqu'égaux. J'avais à faire tout ce travail pour isoler les individus qui étaient les plus riches en feuilles quaternaires ou quinaires, donc avant d'arracher les plantes.

Dans son livre sur les variations des animaux et des plantes sous l'influence de l'homme Darwin a énoncé la loi, qu'une variation qui au commencement ne se montre qu'à un certain âge peut, par la sélection, être conduite à apparaître à un âge de plus en plus jeune. C'est évidemment le cas de notre race. Dans les premières années les feuilles quaternaires et quinaires ne se montraient que lorsque les plantes étaient déjà bien vigoureuses, riches en feuilles et en rameaux. Dans les 3e et 4e générations les feuilles abnormales apparaissaient de plus en plus tôt; dans le semis de 1893 les toutes premières feuilles avaient déjà des folioles surnuméraires; maintenant c'est même la feuille primordiale qui en montre régulièrement. La loi citée est, du moins dans l'exemple qui nous occupe, un cas spécial d'une loi bien plus générale. Ce qu'on appelle, d'après Harting et Sachs, la grande période des axes, se retrouve dans le domaine de la variabilité. Sur un axe donné la longueur des entrenœuds augmente depuis la base, pour diminuer ensuite vers le sommet. De même pour la grandeur des feuilles, pour la force des rameaux axillaires. De même, dans le trèfle, pour la forme des folioles, qui est plus arrondie vers la base des axes, plus oblongue vers les parties supérieures, pour devenir, enfin, très étroite.

La *«grande période de la variabilité»* se trouve aussi bien sur l'axe primaire du trèfle, c'est-à-dire dans la succession des feuilles radicales, que sur les axes secondaires et tertiaires, c'est-à-dire sur les tiges et leurs rameaux. Sur chaque axe le nombre des folioles doit augmenter de la base jusque sur les entrenœuds les plus vigoureux,

pour diminuer ensuite vers le sommet. Voilà la règle; les axes ne la suivent ordinairement que très irrégulièrement. Il est rare d'en trouver des exemples sans exceptions. Je cite un rameau, étudié par moi en 1894 sur la sixième génération de ma race. Il portait huit feuilles dont les nombres des folioles étaient les suivants, en commençant par la première feuille, pour passer successivement aux feuilles plus jeunes.

Feuilles:	1e	2e	3e	4e	5e	6e	7e	8e
Nombre des folioles:	3.	4.	5.	6.	7.	5.	5.	4.

On peut déduire de cette règle que, si un axe ne porte qu'une feuille anomale, il y aura une très grande chance que celle-ci sera produite sur la partie la plus vigoureuse de la grande période de cet axe. Plus celui-ci produira de ces anomalies, plus elles seront donc produites dans un âge plus jeune.

La grande période se retrouve aussi dans la succession des tiges sur un axe donné. Il en résulte que les tiges les plus vigoureuses auront la plus grande chance de porter les rares feuilles anomales. Plus le nombre de ces dernières est augmenté par la sélection, plus elles s'étendront sur les tiges moins fortes, c'est-à-dire produites par l'axe primaire (la rosette des feuilles radicales) à un âge plus jeune.

La grande période de la variabilité se retrouve chez beaucoup d'autres variations. Elle est, par exemple, très évidente dans le *Dipsacus sylvestris torsus.*

D'après ce qui précède il n'est que naturel, que les feuilles à 6 et à 7 folioles ont manqué au commencement de ma race, ne se Sont présentées dans la troisième génération que comme de très rares exceptions et ont augmenté depuis considérablement en nombre. Dans les plantes à courbes inverses elles ont donné, à elles deux, plus de la moitié de toutes les feuilles.

La nature du sol paraît avoir une influence sur la quantité de feuilles anomale squ'une plante déjà améliorée peut produire. Seulement il m'a été difficile de constater cet effet à l'abri de toute contradiction. En fait je n'ai pu le vérifier que dans des semis récoltés sur les deux moitiés d'une même plante, placées à quelque distance l'une sur un terrain de sable, l'autre dans le sol ordinaire de mon jardin. Ces deux moitiés elles-mêmes ne m'ont pas offert de différences, seulement leur progéniture donne une différence, évidente mais petite, en faveur de la moitié la mieux nourrie. On trouvera les chiffres aux pages 62–63.

Exceptionnellement le nombre de sept folioles peut être dépassé. Mais seulement au moyen d'une autre variation que celle qui con-

stitue le caractère de notre race. Je veux parler du dédoublement médian ou terminal, cette variation si ordinaire dans tout le règne végétal, par laquelle s'expliquent les feuilles à deux sommets ou les pétioles fendus portant deux limbes au lieu d'un. Cette fission de la nervure médiane produit chez le trèfle des folioles terminales à deux sommets ou bien des pétioles fendus dont chaque moitié porte un groupe de trois folioles. Mais quand cette variation se produit dans ma race et quand elle atteint une feuille quaternaire ou quinaire, il peut en résulter évidemment des feuilles à huit ou à dix folioles (Voir la planche fig. 2). Seulement celles-ci ne donnent pas une nouvelle ordonnée dans nos courbes, mais appartiennent à une courbe toute autre.

L'inversion des demi-courbes Galtoniennes. Si l'on compare les chiffres donnés dans le texte hollandais (p. e. pages 62 et 67A), on se convaincra aisément que la demi-courbe Galtonienne primitive a été changée dans ma race en courbe symétrique. C'est ce fait qui a été figuré dans la figure de la page 52, pour l'année 1892.

L'inversion de ces courbes a été étudiée notamment dans l'année 1894 sur les plantes qui étaient provenues du semis de la moitié bien nourrie de la plante de 1892–93 dont j'ai parlé à la page précédente.

De ce semis j'ai arraché, au mois de juillet 1894, dix plantes, au moment de la plus vigoureuse végétation. Chacune d'elles avait plusieurs tiges, mais encore sans fleurs. Les toutes premières feuilles étaient déjà pourries, mais en très petit nombre, les feuilles les plus hautes n'étaient pas encore épanouies. Les autres feuilles furent séparées en groupes pour les différents types et comptées séparément pour chaque individu. Les nombres trouvés ont été calculés en pourcents.

Parmi ces dix plantes il y en avait une dont la courbe avait la forme ataviste et une qui représentait le type de ma race. Voici leurs chiffres, calculés en pourcents:

Nombre des folioles:	3.	4.	5.	6.	7.
Nombre des feuilles A	75	19	5	0	1
,, ,, ,, B	17	16	37	14	16

Sur la plante ataviste (A) j'avais compté 216, sur la plante typique (B) 172 feuilles.

Cinq autres individus montraient la *demi-courbe inverse.* Le nombre de leurs feuilles était, en pourcents, pour les différents degrés de composition, le suivant.

Nombre des folioles:	3.	4.	5.	6.	7.	Nombre total des feuilles
Plante No. 1	9	8	18	15	50	72
„ No. 2	13	6	20	15	46	107
„ No. 3	8	5	27	18	42	60
„ No. 4	8	10	24	19	37	99
„ No. 5	22	15	18	20	25	147
En moyenne	12	9	22	17	40	97

Des feuilles à plus de sept folioles ne furent pas rencontrées dans cette expérience.

Ces chiffres se rapportent à une période très vigoureuse des plantes. Selon ce que j'ai avancé sur la grande période les premières et les dernières feuilles de ces plantes qui n'étaient pas comprises dans ce calcul doivent avoir eu une proportion moindre de feuilles très composées. Mais cette considération ne saurait avoir une influence bien marquée sur les conclusions à tirer des chiffres donnés, vu le nombre très petit des feuilles négligées.

Ce n'est pas seulement dans cette expérience que j'ai rencontré des demi-courbes inverses; elles se retrouvaient ailleurs dans ma race, mais elles sont de beaucoup plus rares que les courbes symétriques. On rencontre de temps en temps des individus qui, au premier coup-d'œil, sont sensiblement riches en feuilles à sept folioles et pauvres en feuilles quinaires; ce sont ces plantes qui donnent la plus grande chance de trouver une demi-courbe inverse.

Le cas extrême que j'eusse rencontré se trouva sur une plante faible qui n'avait que 44 feuilles au commencement de juillet. Voici ses chiffres:

Nombre des folioles:	3.	4.	5.	6.	7.
Feuilles:	5 %	0	5 %	15 %	75 %

A ces chiffres je joins un aperçu des nombres les plus typiques pour les diverses générations de ma race. Ils se rapportent à la plante nº 1 de cette page et à ses aieux.

Nombre des folioles:	3.	4.	5.	6.	7.
1e Gén. 1889	∞	26	7	0	0
2e Gén. 1890	∞	69	44	0	0
3e Gén. 1891	63 %	10 %	26 %	1 %	0
4e Gén. 1892/93	14 %	20 %	32 %	18 %	16 %
5e Gén. 1894	9 %	8 %	18 %	15 %	50 %

Pour l'année 1889 les feuilles ont été comptées sur les deux individus rapportés de Loosdrecht, pour 1890 sur les 4 porte-graines de la seconde génération. A cette époque il y avait trop de feuilles ternaires pour attacher quelque importance à leur nombre. Les nombres de 1891, pour une plante à 316 feuilles, et ceux de 1892–1893, pour un individu à 217 feuilles, sont typiques pour la moyenne de ces années.

Les trois dernières lignes de ce tableau ont été représentées graphiquement dans notre figure de la page 52. Apart les dépressions dues à la prépondérance des feuilles symétriques elles démontrent clairement la thèse qui est le but de cette communication, l'inversion des demi-courbes Galtoniennes.

(Botanisch Jaarboek, uitgegeven door het Kruidkundig Genootschap Dodonaea te Gent, Bnd. X, 1898, p. 27.)

SUR LA CULTURE DES MONSTRUOSITÉS.

On sait que les monstruosités végétales connues sous le nom de *crêtes-de-coq* sont héréditaires, se reproduisant toujours par le semis. Mais on considère généralement les autres monstruosités comme causées par des accidents et comme n'étant pas héréditaires. Leur rareté dans la nature les rend difficilement accessibles à des études approfondies; on connaît ordinairement leur structure, mais bien rarement leur origine et leur croissance. Elles se soustraient presque complètement aux expériences physiologiques.

Depuis bientôt une douzaine d'années je m'occupe de la culture de ces anomalies, dans le but de les soumettre à toutes les recherches désirables. A l'exception des *virescences* causées par des parasites elles se sont montrées héréditaires et ont produit, par l'isolement et la sélection, des races plus ou moins constantes et assez riches en individus monstrueux pour répondre au but proposé.

Pour plusieurs de ces races je possède maintenant les cinquième, sixième ou septième générations, même de formes rigoureusement bisannuelles. Elles sont loin d'être toutes complètement constantes. Il y en a qui ne montrent pas plus d'atavisme que des variétés ordinaires, tandis que d'autres ne se reproduisent fidèlement que dans le tiers ou les deux tiers des individus. Les plants de ces dernières races qui retournent au type normal conservent cependant certains caractères de monstruosité, mais à des degrés très divers. Souvent ils répètent l'anomalie dans leur sommet, dans leurs branches latérales; chez les plantes pérennantes l'anomalie peut réapparaître au bout de deux ou trois années. Parfois certains plants semblent absolument normaux, mais sans avoir perdu la faculté de reproduire la monstruosité par leurs graines.

Moins la fixité est grande, plus la culture dépend des conditions extérieures. Les races monstrueuses, même d'espèces sauvages, exigent plus de soins que les plantes ornementales les plus sensibles. C'est surtout la germination et le développement des jeunes plantes qu'il s'agit de soigner. En semant dans une serre et en repiquant les jeunes plantes isolément et dans une terre bien saine et fortement fumée, on peut souvent doubler le nombre des individus héritiers. Le *Taraxacum officinale fasciatum* qui donne ordinairement environ 30 pour 100 de fasciations en a produit jusqu'à 86 pour 100 dans la première floraison par ce traitement. Le *Crepis biennis fasciata* dont les cultures donnaient 20 à 30 pour 100 de tiges fasciées a

donné une proportion de 64 à 85 pour 100 par une culture très soignée et un fort amendement, lequel, pour le chiffre de 85 pour 100, consistait surtout dans la poudre de corne de bœuf broyée.

Au point de vue physiologique on peut diviser les monstruosités en monstruosités *constantes*, *précoces* et *tardives*.

Les monstruosités constantes ne montrent pas plus d'atavisme que des variétés ordinaires; elles exigent les mêmes soins que celles-ci. Le *Chrysanthemum segetum fistulosum*, à fleurs du rayon longues et tubuleuses, a produit, en 1898, 97 pour 100 d'individus-héritiers sur environ 200 exemplaires. Le *Linaria vulgaris peloria*, race extrêmement peu fertile, n'a eu, en 1898, que 4 pour 100 d'exemplaires retournant au type normal dans un semis de 80 plantes; pour les autres exemplaires, toutes les fleurs étaient parfaitement péloriées. Cette forme se propage aisément par ses bourgeons radicaux.

Les monstruosités précoces sont celles qui se manifestent déjà sur les toutes jeunes plantes, à l'époque où celles-ci doivent être repiquées. Elles exigent une sélection à cette période de leur vie; on ne doit repiquer que celles dans lesquelles l'anomalie est bien marquée. Le *Trifolium pratense quinquefolium* en donne un exemple; sa première feuille, simple dans l'espèce normale, porte trois folioles dans la majorité des individus de la race. En repiquant, on doit éliminer tous ceux qui en ont moins, pour être sûr d'avoir une culture riche en feuilles quinaires. En négligeant cette précaution, on n'aurait qu'un semis très mêlé. La richesse en feuilles à 4–7 folioles dépend, en outre, comme toujours, de l'exposition, de la place disponible pour chaque individu, de l'engrais, etc.

Les monstruosités tardives ne se montrent que plusieurs semaines ou quelques mois après le semis. Les fasciations du *Crepis* commencent à se montrer au bout de quatre mois, celles du *Taraxacum* au bout de cinq mois; la disposition spiralée des feuilles de *Dipsacus silvestris torsus* reste latente jusqu'à l'âge de quatre mois.

Le développement de ces monstruosités dépend avant tout de la force individuelle des plantes, surtout de leur vigueur dans les premières semaines de leur vie. Le choix des meilleurs porte-graines a une signification bien secondaire, à supposer que ceux-ci appartiennent à la race pure et que leurs graines ne soient pas viciées par le croisement avec l'espèce normale ou avec d'autres variétés.

Elles exigent un emplacement bien ensoleillé, une terre saine et beaucoup d'engrais (outre une bonne fumure une dose de 100 gr de corne de bœuf broyée par mètre carré), assez de place pour ne pas se toucher et des soins assidus. Quant au semis, le mieux est

presque toujours de l'effectuer sous verre au mois d'avril et de repiquer isolément les jeunes plantes en petits godets (de 10 cm) avant de les mettre en place.

Pour les soins particuliers à donner à chaque espèce la durée normale de la vie est importante à considérer. Les formes annuelles sont d'autant plus riches en anomalies que le semis a été plus précoce et que la croissance des jeunes plantes a été plus accélérée par une température de serre chaude et une bonne exposition à la lumière. Je cite comme exemples l'*Amarantus speciosus fasciatus* et le *Tetragonia expansa fasciata.*

Les plantes rigoureusement bisannuelles (*Crepis biennis fasciata* et *Dipsacus silvestris torsus*) sont le groupe le plus intéressant. Leurs fasciations et leurs torsions sont d'autant plus nombreuses et d'autant mieux développées que la vie des rosettes des feuilles radicales a été plus longue et plus vigoureuse avant la production de la tige. Des semis faits trop tard, un sol maigre ou sablonneux, un espace trop petit, une exposition à l'ombre ont souvent rendu normaux tous ou presque tous les individus de cultures très étendues, provenant des meilleures graines. La richesse moyenne, d'environ 20–30 pour 100, peut être facilement réduite à o, mais peut, au contraire, être augmentée par les soins mentionnés jusqu'à 40 pour 100 pour le *Dipsacus* et même jusqu'à 60–80 pour 100 pour le *Crepis.* Mais les individus fumés trop fortement succombent en hiver, surtout ceux du *Crepis*, pour lequel je préfère la culture sans amendement.

Les espèces facultativement annuelles ou bisannuelles sont les plus sensibles; par exemple, l'*Aster Tripolium fasciatus* et l'*Oenothera Lamarckiana* fascié. Elles ne donnent de belles fasciations que sur les pieds bisannuels; on ne doit donc pas semer trop tôt et il faut éliminer les plantes à tiges déjà développées à l'époque où on les met en place. Les tiges annuelles s'élargissent souvent à leur sommet, mais faiblement.

En résumé: la plupart des races monstrueuses sont variables au plus haut degré, oscillant entre o et souvent 50–80 pour 100 d'individus-héritiers. Et en supposant que l'on sème les graines d'une race bien fixée, cette variabilité dépend presque tout à fait des conditions extérieures de la vie, surtout pendant le jeune âge. Plus ces conditions sont favorables, plus est grande la richesse de la culture des anomalies et plus ces dernières sont bien développées.

(9 janvier 1899.)

(Comptes rendus de l'Académie des Sciences, T. CXXVIII, 1899, p. 125.)

UEBER DIE
PERIODICITÄT DER PARTIELLEN VARIATIONEN.

Durch die Ausbildung von erblichen Rassen von Monstrositäten und durch deren Reichthum an monströsen Organen ist es möglich geworden, das Studium einer Reihe von Fragen in Angriff zu nehmen, deren Beantwortung bis dahin entweder nicht, oder doch nur gelegentlich, durch Zufall, möglich war.

So z. B. die bereits mehrfach betonte Beziehung zwischen der durch Ernährung u. s. w. bedingten individuellen Kraft einer Pflanze und ihrer Aussicht, um bei gegebener erblicher Anlage, eine Abweichung mehr oder weniger oft und vollständig hervorzubringen[1]).

Eine andere, mit dieser eng zusammenhängende Frage ist die nach der Vertheilung der monströsen Organe auf der einzelnen Pflanze. Es fragt sich, ob diese bestimmten Regeln folgt, und falls ja, welchen?

Auf die Beantwortung dieser Frage habe ich bei meinen Rassenculturen mehr oder weniger regelmässig meine Aufmerksamkeit gelenkt. Es gelang mir an den verschiedensten Rassen eine Anzahl von Beobachtungen zu sammeln, welche klar hervortreten lassen, dass trotz aller anscheinenden Unregelmässigkeit ganz bestimmte Regeln dieser Vertheilung zu Grunde liegen.

Das Auftreten der abnormalen Organe geschieht periodisch und zwar im Allgemeinen derart, dass auf jeden Spross eine Periode kommen kann. In jeder einzelnen Periode, d. h. *auf jedem abnormalen Spross nimmt im Allgemeinen die Aussicht auf die Monstrositäten von Anfang an allmählich zu, um später ein Maximum zu erreichen und dann wieder abzunehmen.*

Diese Periode verläuft somit im Grossen und Ganzen parallel mit der Längenperiode der Internodien, welche zuerst von Münter beschrieben[2]) und dann eingehend von Moll studirt wurde[3]).

An jedem Jahresspross nimmt im Allgemeinen die Länge der Internodien Anfangs zu und später wiederum ab; die längsten Inter-

---

1) Vergl. hierüber die ausführliche Abhandlung: On Biastrepsis in its relation to cultivation.

2) Münter in Botan. Zeitung 1843, S. 73.

3) J. W. Moll, De invloed van celdeeling en celstrekking op den groei, Utrecht, 1876.

nodien sind oft viele Male länger, als die ersten und letzten; sie liegen gewöhnlich etwas über der Mitte des Sprosses. Moll hat gezeigt, dass diese Differenz hauptsächlich durch die Zahl der Zellen pro Internodium und fast gar nicht durch ungleiche Länge der Zellen bedingt wird, und dass sie somit eine Erscheinung der Zelltheilung ist. In diesem wichtigen Punkt steht sie der bekannteren grossen Periode des Wachsthums von Harting und Sachs gegenüber, welche auf die Periodicität in der Streckung der Zellen beruht.

Annähernd parallel mit der Längenperiode verläuft auch die Grösse der Blätter und der Seitenzweige und oft zeigen diese die Periodicität noch viel deutlicher, als die Internodien. Es ist aus allen diesen Erscheinungen zu folgern, dass die Periodicität sich wesentlich auf die individuelle Kraft der Internodien bezieht und dass deren Länge und die Grösse der von ihnen getragenen Seitenorgane eben nur verschiedene Aeusserungen eines und desselben inneren Processes sind.

Wenn sich nun an irgend einer Pflanze eine Anomalie zu wiederholten Malen zeigt, so befolgt sie in ihrer Vertheilung auf der Pflanze eine ähnliche Periodicität.

Solches wird aber offenbar erst dann leicht zu beobachten sein, wenn die Anomalie so häufig ist, dass sie auf den einzelnen Sprossen mehrfach vorkommt. Erbliche, an der betreffenden Variation reiche Rassen bieten somit die beste Gelegenheit, diese Verhältnisse zu studiren, doch findet man auch gelegentlich durch reinen Zufall schöne Beispiele (vergl. unten, bei *Cytisus*).

Von Darwin wurde wiederholt betont, dass Abweichungen, welche in einer bestimmten Lebensperiode auftreten, bei fortwährender Selection allmählich früher zu erscheinen anfangen. Diese Regel, von der meine fünfblätterige Kleerasse (*Trifolium pratense quinquefolium*) ein sehr schönes Beispiel giebt[1]), ist offenbar nur ein besonderer Fall der Periodicität. Denn je zahlreicher die monströsen Organe auf einem Spross sind, um so länger wird der mittlere Sprosstheil sein, über den sie sich erstrecken, und um so früher wird somit das erste abnormale Organ sichtbar werden. Dieses gilt auch vom Hauptstengel und somit selbstverständlich auch für das Leben der Pflanze als Ganzes betrachtet.

Mit anderen Worten: *Je grösser die Erbkraft, um so häufiger sind die abnormalen Organe, um so länger ist die Periode, über die*

1) Over het omkeeren van halve Galton-curven, *Opera VI*, S. 65—67.

sie sich auf den einzelnen Sprossen erstrecken, und um so früher treten sie deshalb auf.

Indem ich mir eine ausführliche Zusammenstellung meiner diesbezüglichen Beobachtungen vorbehalte, werde ich jetzt versuchen, die ausgesprochene Regel an drei Beispielen klar zu machen.

1. Trifolium pratense quinquefolium.

Meine Rasse trägt 3–7-scheibige Blätter. Mehr als sieben Scheiben pro Blatt bildet sie, mit vereinzelten, zufälligen Ausnahmen, nicht. Das erste, normal einfache Blatt der Kleearten oberhalb der Cotylen ist bei ihr dreizählig und bei richtiger Cultur und Selection nur in ganz wenigen Procenten der Keimpflanzen 1–2 zählig. Die vier- bis siebenscheibigen Blätter bilden weitaus die Mehrzahl; am zahlreichsten sind die fünfzähligen. Die folgenden, in der vierten Generation beobachteten Zahlen geben den Typus der Rasse hinreichend genau an[1]).

Anzahl der Foliola pro Blatt:	3	4	5	6	7
Anzahl der Blätter:	14 %	20 %	32 %	18 %	16 %

Um die Vertheilung dieser Blätter auf den einzelnen Sprossen darzustellen, belege ich jedes Blatt mit einer Zahl, welche die Anzahl ihrer Scheiben angiebt, und führe dann diese Zahlen in der Reihenfolge der Blätter, am unteren Ende des Sprosses anfangend und womöglich bis zum Gipfel fortschreitend, an. So fand ich z. B. 1894 einen Seitenzweig mit 8 Blättern, deren Scheibenzahl ganz regelmässig von unten an erst zu und dann wieder abnahm. Die Anzahlen der Scheiben der einzelnen Blätter in der gewählten Folge waren:

3. 4. 5. 6. 7. 5. 5. 4.

So regelmässig ist die Periodicität der partiellen Variation allerdings nur selten. Ich gebe noch einige weitere Beispiele, welche sich auf die aus der Rosette entspringenden Stengel (also Sprosse zweiter Ordnung) beziehen:

I.	3.	3.	3.	4.	4.	4.	5.	5.	4.	4.
II.	3.	4.	5.	6.	5.	5.	4.	3.	5.	
III.	3.	3.	5.	5.	4.	5.	5.			
IV.	3.	4.	5.	5.	4.	5.				
V.	3.	3.	5.	5.						
VI.	3.	3.	4.	5.	4.	4.	3.	3.		

1) a. a. O. S. 69.

VII.[1] 3. 3. $3^1/_2$. 5. 5. 5. 5. 4.
VIII. 3. 3. 5. 3. 3. 3. 4. 3. 3.
IX. 3. 5. 3. 5. 3. 4. 3. 3.

Für die Rosette der Wurzelblätter gelten ähnliche Zahlen, z. B. mit Unterlassung einer grösseren Zahl anfänglicher dreizähliger Blätter:

X. 3. 3. 3. 4. 5. 5.
XI. 3. 5. 5. 4. 5. 4. 5.

Ebenso für die Sprosse dritter und höherer Ordnungen, z. B.:

XII. 3. 3½. 3.
XIII. 3. 5. 3.

Vergleicht man die Sprosse zweiter Ordnung einer und derselben Rosette unter sich, so findet man gleichfalls, dass die unteren Sprosse an mehrzähligen Blättern arm sind und dass der Gehalt an solchen in den auf einander folgenden Sprossen zuerst zu- und dann wieder abnimmt.

2. Cytisus candicans Attleyanus.

An einem jungen Exemplare dieser in Gewächshäusern häufig cultivirten Pflanze fand sich im Frühjahr 1898 ein Seitenzweig mit mehrfacher Ascidienbildung. Dabei zeigte es sich, dass diese Anomalien an einer bestimmten Stelle dicht angehäuft waren. Nur ein Becher fand sich weit von den übrigen entfernt. Ich numerirte die Blätter von der Basis des Sprosses gegen die noch wachsende Spitze hin und fand folgendes:

Blatt 1—6 normal.
,, 7 Endblättchen becherförmig; Becherbildung schwach.
,, 8 und 9 Endblättchen becherförmig; Becherbildung vollständig.
,, 10 Endblättchen und ein Seitenblättchen in vollständige Becherchen umgebildet.
,, 11 Endblättchen becherförmig, wie bei 8 und 9.
,, 12—16 normal.
,, 17 unvollständige Becherbildung an einem Blättchen.
,, 18—25 und höhere normal.

Die Zu- und Abnahme in der Becherbildung war hier somit sehr auffallend. Das Maximum der Periode fiel oberhalb des Maximums

1) $3^1/_2$ bedeutet ein dreizähliges Blatt mit seitlich gespaltenem Seitenblättchen, somit ein unvollständig vierzähliges Blatt.

der Periode der Seitenzweige, da solche nur in den Achseln des 3—6 Blattes ausgebildet waren[1]).

3. Dipsacus silvestris torsus.

Auch die am schönsten tordirenden Exemplare fangen mit decussirter Blattstellung an und in den meisten unter ihnen hört die Blattspirale 1—3, bisweilen sogar 4—5 Internodien unterhalb des Endköpfchens auf. Gewöhnlich werden in guten Culturen die ersten Anzeichen der spiraligen Blattstellung 4—5 Monate nach der Aussaat an den unverletzten Pflanzen sichtbar, nachdem etwa 30 bis 35 Blätter in decussirter Blattstellung gebildet wurden.

Die Seitenzweige solcher Pflanzen zeigen eine doppelte Periode; die kräftigsten Achselsprosse der Rosettenblätter haben häufig schöne locale Torsionen und am gedrehten Stengel findet man von unten an erst normale Zweige, dann solche mit mehr oder weniger stark ausgebildeten Anomalien und kleinen Zwangsdrehungen, und oberhalb dieser meist etwa 8—10 schwächere, normale Zweige. Auch finden sich die Abweichungen an den Zweigen selbst nicht ohne Regel, sondern vorzugsweise etwas oberhalb der Mitte des Zweiges angehäuft.

Durch die Methode der Culturen und namentlich durch die Wahl des Zeitpunktes für die Aussaat kann man auf die mehr oder weniger kräftige Entwickelung der *Dipsacus*-Pflanzen Einfluss ausüben und dadurch die Aussicht auf die Ausbildung von Zwangsdrehungen vergrössern oder verkleinern. Nicht gar zu junge Rosetten treiben ihre Stengel stets nach Ablauf des Winters; im Monat Mai findet deren hauptsächlichstes Wachsthum statt. Durch frühe oder späte Aussaat kann man nun die Lebensdauer der Rosette entsprechend ändern.

Säet man im September im Freien aus, so sind die Pflanzen im nächsten Frühjahr noch zu jung, sie bleiben etwa 1½ Jahr Rosetten, werden sehr gross und stark und bilden dann im dritten Jahre oft weit über 30 % gedrehte Stengel aus. Die normale Aussaatzeit ist März bis Anfang Mai; die Rosetten leben dann etwa ein Jahr und bilden gewöhnlich die normale Anzahl gedrehter Stengel (etwa 30 %). Sommeraussaaten im Juni, Juli und August trieben regelmässig im nächsten Jahre Stengel, welche nicht drehten. Herbstaussaaten im Gewächshaus, durch gute Beleuchtung und hohe

1) Eine Abbildung und Beschreibung dieses Zweiges findet man auf S. 90, Tafel I.

Temperatur möglichst beschleunigt, können, bei Aussaat Mitte September, im nächsten Frühjahr gleichfalls Stengel bilden; auch diese sind nicht oder nur spurweise gedreht[1]).

Aehnliche Resultate kann man, bei Aussaat zu normaler Zeit, dadurch erhalten, dass man den Pflanzen zu wenig Raum, zu schlechten Boden oder eine beschattete Lage giebt.

Alle diese Fälle stimmen darin überein, dass die spiralige Blattstellung nur dann eintreten kann, wenn die Rosette einen gewissen Grad der Entwickelung erreicht, ehe sie durch den Winter veranlasst wird, einen Stengel zu bilden. Bei normalen Pflanzen tritt dieser Entwickelungsgrad, wie es scheint, am frühesten beim 15. bis 17. Blattpaare ein, in den meisten Exemplaren aber noch später.

Die oben genannten September-Aussaaten im Gewächshaus haben aber nur 18—20 Blattpaare ausgebildet, bevor sie Stengel trieben; ihre Aussicht auf Zwangsdrehungen war also schon aus diesem Grunde gering. Andererseits haben die September-Aussaaten im Freien während des 1½ jährigen Lebens der Rosetten eine viel grössere Anzahl von Blattpaaren ausgebildet, als die normalen Aussaaten; ihre Aussicht auf eine grosse Anzahl gedrehter Stämme war deshalb am grössten.

Dipsacus-Pflanzen, welche im zweiten Jahre, aus irgend einem Grunde, gerade, nicht über eine längere Strecke gedrehte Stengel treiben, zeigen an diesen bisweilen geringe Zwangsdrehungen. Auch diese folgen dem Gesetz der Periodicität: sie sind nicht gleichmässig über die ganze Länge vertheilt, sondern sind an einer ganz bestimmten Stelle, etwas über der Mitte des Stengels, angehäuft. Ich fand sie z. B. 1894 auf einem Beete von 35 Pflanzen in 26 Stengeln und in diesen stets im 6. oder 7. Blattpaare oberhalb der Rosette. Sie lagen in der ganzen Cultur auffallend auf derselben Höhe[2]).

Aehnliche Erscheinungen habe ich auch bei *Dipsacus laciniatus torsus* beobachtet, von der ich 1896/1897 eine umfangreiche, aber in Bezug auf Zwangsdrehungen noch sehr arme Cultur hatte. Etwa 28 Stengel von über zwei Meter Höhe hatten geringe locale Torsionen, fast stets nur eine pro Stengel und diese etwas über der Mitte des Stengels befindlich.

Bei sehr geringer Ausbildung bevorzugt die spiralige Blattstellung somit einen ganz bestimmten Ort am Stengel, der etwas oberhalb

---

1) Ausführlicheres hierüber in: On Biastrepsis in its relation to cultivation.

2) Weiteres auf S. 90.

der Mitte liegt und der bei kräftiger Ausbildung sich als den Höhepunkt der ganzen Periode behauptet, wie namentlich die tordirten Seitenzweige der zwangsgedrehten Stämme lehren.

Im Sommer 1898 hatte ich auch von *Dianthus barbatus* und von *Viscaria coeli-rosa* zahlreiche mehr oder weniger stark, oft auf verhältnissmässig langer Strecke zwangsgedrehte Stengel, welche als zweite Generation aus Samen zwangsgedrehter Individuen erhalten waren. Auch hier zeigte sich regelmässig eine Bevorzugung der mittleren Theile des Stengels, ähnlich wie bei *Dipsacus*.

Schluss.

Partielle Variationen, Monstrositäten und sonstige Anomalien unterliegen in ihrer Vertheilung über die einzelne Pflanze einer Periodicität, welche im Grossen und Ganzen ähnlich verläuft, wie die Längenperiode der Internodien. Auf jedem Spross nimmt die Aussicht auf die Anomalie Anfangs zu, erreicht dann einen Höhepunkt, um nachher wieder abzunehmen.

(Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Jahrgang 1899, Band XVII, S. 45.)

OVER HET PERIODISCH OPTREDEN DER ANOMALIEËN OP MONSTREUZE PLANTEN.

Met plaat I.

(Avec un résumé en langue française.)

Op blz. 66 van dezen band heb ik opmerkzaam gemaakt op de periodiciteit, die de 4–7-schijvige bladeren van *Trifolium pratense* vertoonen, zoodra zij in groot aantal op een zelfde plant of op een zelfden tak voorkomen. De kans op het voortbrengen van vier- en meerschijvige bladeren neemt aan elke loot eerst toe, bereikt dan een maximum, om later weer af te nemen. Wel geschiedt dit toe en afnemen in den regel zeer onregelmatig en komen zoo zuivere voorbeelden als het daar aangehaalde betrekkelijk zeldzaam voor, toch is de regel onmiskenbaar, zoodra men slechts een voldoend aantal gevallen naast elkander plaatst.

Deze periodiciteit komt mij voor, bij partieële variabiliteit, bij anomalieën en monstrositeiten, van zeer algemeene geldigheid te zijn. Alleen is het meestal niet mogelijk haar waar te nemen, omdat de afwijkingen daartoe te zeldzaam zijn. Het is een der voordeelen van erfelijke rassen van monstreuze planten, dat de anomalieën zoo talrijk zijn, dat zij ons regels laten ontdekken, die anders niet gemakkelijk te vinden zouden zijn.

Ik wensch in dit opstel een drietal voorbeelden te beschrijven, die zich aan het geval van de periodiciteit bij *Trifolium pratense* aansluiten en toch op geheel andere anomalieën betrekking hebben. Ik bedoel den klemdraai van *Dipsacus*, het aantal der lintbloemen bij *Composieten* en het voorkomen van bladbekers. Wanneer vier morphologisch zóó verschillende afwijkingen ten opzichte van ons vraagstuk een zelfden regel volgen, dan mag men zeker wel besluiten, dat deze van zeer algemeene strekking is.

Te meer mag men dit, daar een opmerkzame beschouwing van verschillende cultuur-variëteiten tot dezelfde gevolgtrekkingen leidt. Ik noem als voorbeeld de dubbele bloemen (*Chelidonium majus*, *Begonia tuberosa* enz.) en de dubbele hoofdjes van Composieten (*Chrysanthemum inodorum* en vele andere), wier vulling eene duidelijke periodiciteit vertoont[1]).

1) Over de periodiciteit van internodiën en bladeren aan normale takken vergelijke men A. Braun, Die Verjüngung in der Natur, bl. 23—55, 75—76, 90 enz.

Dipsacus sylvestris torsus.

Een aantal verschijnselen wijzen er op, dat de ligging van het gedraaide gedeelte van den hoofdstengel en ook het voorkomen van locale torsien aan een bepaalden regel gebonden zijn. Ik zal trachten van deze verschijnselen een beknopt overzicht te geven.

De spiraalvormige bladstand begint, ook op de fraaist gedraaide exemplaren, nooit terstond bij de ontkieming. Gedurende de eerste maanden van hun leven zijn de bladeren in de rosetten kruiselings geplaatst. Eerst in het najaar ziet men ze in spiralen voor den dag komen.

Even zoo is het een uiterst gewoon verschijnsel, dat de klemdraai zich niet tot aan het eindhoofdje voortzet, maar daarvan door één of twee, soms door meer knoopen zonder klemdraai gescheiden is. Aan elk dezer knoopen vindt men dan soms één, soms twee, soms drie bladeren.

Even zoo in de zijtakken van gedraaide exemplaren. Bijna nooit zijn deze over hunne geheele lengte gedraaid. Zij beginnen altijd en eindigen meestal met normalen bladstand en hebben, ergens boven hun midden, een meer of minder sterk ontwikkelden klemdraai. Aan deze staan dikwijls 4–6, somwijlen zelfs meer bladeren in een samenhangende spiraal.

Beschouwt men niet elken zijtak afzonderlijk, maar de gezamenlijke zijtakken van een gedraaiden stengel, dan bespeurt men ook hier zekere regelmaat in de verspreiding der gedraaide en der normale zijtakken. De gedraaide bevinden zich op twee plaatsen. Ten eerste in de oksels van wortelbladeren, ten tweede omstreeks het middengedeelte van den stam. De bovenste zijtakken van het gedraaide gedeelte, meestal ten getale van omstreeks 8–10, zijn zelven ongedraaid, zij zijn te zwak om de monstrositeit te ontwikkelen. Evenzoo de onderste zijtakken van den gedraaiden stam.

Op de zaaddragers van mijn ras, dat thans zeven generatiën telt, heb ik nagenoeg in elke generatie alle ongedraaide zijtakken vóór den bloei weggesneden, om alleen zaad van het eindhoofd en van de fraaiste gedraaide zijtakken te winnen. Dit kon des te gemakkelijker geschieden, omdat de planten toch slechts uit een klein deel hunner bloemknoppen zaden mogen maken, daar de voeding der zaden natuurlijk des te krachtiger is, naarmate er minder zaden op elke plant voortgebracht worden. Bij de bedoelde operatie waren het steeds enkele rosettakken en omstreeks een viertal stengeltakken op het midden van den stam, die gespaard werden.

Van tijd tot tijd treft men gedraaide exemplaren aan, die hun spiraalsgewijzen bladstand betrekkelijk vroeg verliezen en tot twee- of drietallige kransen terug keeren. Zij verheffen hun stengel dan veel hooger dan de gedraaide, soms bijna evenhoog als de atavistische individuen. Ik vond ze, in verschillende jaren, met vijf en meer gestrekte internodiën, ter gezamenlijke lengte van meer dan één meter, boven het gedraaide deel. In deze gevallen begon de spiraalsgewijze bladstand in de roset, vóór den aanleg van den stengel van het tweede jaar.

Het zou van groot belang zijn, een uitvoerige statistiek te bezitten over de juiste ligging van het gedraaide gedeelte, bij de meest verschillende uitgestrektheid daarvan. Men zou daardoor tot een nauwkeurige bepaling van de groote periode van den klemdraai kunnen geraken. Tot nu toe echter hebben mij tijd en materiaal voor dit onderzoek ontbroken.

In 1894 had ik echter de gelegenheid, om een aantal planten te onderzoeken, die, in het midden van overigens normale stengels met kruiswijzen bladstand, in geringe mate de aan mijn ras eigene abnormaliteiten vertoonden. Het was bij een poging, om een éénjarig ras van den gedraaiden *Dipsacus* te maken. Ik had daartoe den 17en September 1892 zaad uitgezaaid, dat eerst enkele dagen te voren, op de 4e generatie van mijn ras, gerijpt was. Ik had de ontkieming en den aanvankelijken groei der jonge plantjes op een waterbad in de broeikas van mijn laboratorium zooveel mogelijk versneld en het resultaat was, dat de planten in het volgend jaar stengels maakten en bloeiden. De stengels werden ruim 2 meter hoog en behielden over hun volle lengte den kruiswijzen bladstand. Enkele hunner vertoonden echter één of een paar zeer korte, nagenoeg geheel ontbrekende internodiën en dus een schijnbaar viertalligen bladkrans, of wel sporen van torsie in een knoop. Al deze afwijkingen bevonden zich omstreeks het midden van den stengel.

Ik won zaad van een dezer planten, die zich daartoe aanbeval door een fraaien, doch slechts tweebladerigen klemdraai aan een der zijtakken uit de roset. Dit zaad was den 15 September 1893 rijp, dus binnen het jaar na de uitzaaiing. Het werd terstond gezaaid, onder gelijke voorzorgen als in de vorige generatie, en de planten maakten wederom in den volgenden zomer hunne stengels. Ik heb de proef na deze 2e generatie niet verder voortgezet, doch het is duidelijk, dat men op deze wijze een eenjarig ras zou kunnen maken, dat door selectie allengs verbeterd, zeker op minder omslachtige wijze zou kunnen voortgeplant worden.

Aan de stengels van deze cultuur vertoonde zich nu wederom hetzelfde verschijnsel als ten vorigen jare. Zij hadden kruiswijzen bladstand en bereikten eene hoogte van omstreeks 2 meter, daarbij waren zij onderling zeer gelijk van grootte. Op 35 planten waren er 9 geheel normaal, de overige 26 vertoonden kleine afwijkingen. Deze afwijkingen lagen echter op al deze stengels *nagenoeg precies op dezelfde hoogte.* Dien tengevolge was het verschijnsel op het bed zeer in het oog loopend, niettegenstaande den geringen graad der afwijkingen zelven.

De afwijkingen waren de volgende:

10 stengels met één viertalligen bladkrans.
3 „ met twee viertallige bladkransen.
1 „ met drie viertallige bladkransen.
6 „ met een spoor van torsie in één knoop.
5 „ met fraaien klemdraai in één knoop met zijdelings opengespleten bladpaar[1]).
1 „ met één uiteengeschoven bladpaar[2]).
26 stengels te samen.

De viertallige bladkransen zijn, gelijk reeds opgemerkt werd, ontstaan door het ontbreken of nagenoeg geheel ontbreken van een internodium tusschen twee bladparen.

Ik telde nu voor een aantal dezer planten de internodiën van den stengel. Het onderste internodium, dat op de roset volgde, had eene lengte van 3–10 cm. en was steeds duidelijk als het eerste gestrekte te herkennen. De planten, die, zooals ik reeds zeide, bijzonder gelijkmatig ontwikkeld waren, hadden 11–12 internodiën; het bovenste daarvan was de steel van het eindhoofd.

Ik bepaalde verder, welke knoopen de zooeven vermelde afwijkingen vertoonden. Het was steeds de 6^{e} of 7^{e} knoop boven de roset. In de vier genoemde planten, waaraan twee of drie internodiën ontbraken, lagen deze dicht bij een, door gestrekte internodiën gescheiden, doch overigens op de zelfde hoogte van den stengel.

Er is dus op elken stengel een punt, waar de erfelijke eigenschappen van het ras zich bij voorkeur vertoonen. Strekken zich deze over een grooter deel van den stengel uit, dan beginnen zij vóór dit punt en eindigen daarboven. Omstreeks ditzelfde punt bevinden zich op de geheel of nagenoeg geheel gedraaide stammen de zijtakken die de anomalie in meerdere of mindere mate herhalen.

1) Zóó, als op Plaat IV in Fig. 11 van mijne Monographie der Zwangsdrehungen afgebeeld is.

2) Vergel. Pl. VI, Fig. 2, l. c.

Een geheel overeenkomstig verschijnsel heb ik bij *Dipsacus laciniatus* waargenomen. Van deze soort bevond zich in 1895 in den Hortus te Groningen een plant met een fraaie, kleine, locale torsie aan den meer dan 2 meter hoogen stengel. Deze klemdraai bevond zich even boven het midden van den stengel. Uit het zaad van deze plant won ik in 1896/97 een cultuur van omstreeks 300 exemplaren, waarvan er een groot aantal aan hun stengel afwijkingen vertoonden. Onder deze waren er 8 elk met een fraaie, lokale torsie met 3–6 bladeren in spiraal en omstreeks 20 met kleinere overeenkomstige afwijkingen. Al deze abnormale stengeldeelen bevonden zich wederom ongeveer op dezelfde hoogte, en wel even boven het midden van den bloeienden stengel.

Het punt op den stengel, waarop zich de afwijkingen bij voorkeur vertoonen, schijnt dus voor *D. laciniatus torsus* dezelfde ligging te hebben als voor *D. sylvestris torsus*.

Het kwam mij niet onbelangrijk voor, te weten, op welk tijdstip in het eerste levensjaar bij de later fraai getordeerde exemplaren de overgang van den kruiswijzen in den spiraalswijzen bladstand plaats vindt. Ofschoon dit tijdstip, bij onze geringe kennis van de levensverschijnselen van het vegetatiepunt, tegenwoordig nog slechts bij benadering kan worden bepaald, acht ik de volgende waarnemingen toch niet geheel van belang ontbloot.

In goede culturen, die omstreeks 30 % gedraaide individuen leveren, ziet man het eerste optreden van den spiraalsgewijzen bladstand in den regel 4–5 maanden na het uitzaaien. Ik bedoel, dat men dan, zonder de rosetten door te snijden en zonder het nog gesloten hart der roset kunstmatig te openen, in de jongste ontplooide bladeren den veranderden bladstand waarneemt. Ten minste in enkele der later getordeerde individuen. Zoo b. v. half September in een zaaisel van half Mei 1891; op 1 Augustus in een zaaisel van 2 April 1892, enz. In eene cultuur, door den heer Prof. G. le Monnier te Nancy uitgevoerd, waren er, onder dit gunstigere klimaat, reeds in het begin van Juli een aantal rosetten, die den spiraalsgewijzen bladstand toonden.

Aan zulke rosetten kan men de oudste afgestorven bladeren niet meer tellen. Om dus na te gaan bij het hoeveelste blad de bladstand veranderd werd, heb ik aan een aantal planten, van de ontkieming af, van tijd tot tijd de volwassen bladeren geteld en gemerkt. Zoo vond ik in 1894 op een zaaisel van 2 Mei het 6e bladpaar bijna volwassen op 20 Juli en het elfde bladpaar op 26 Augustus in den zelfden toestand. Op den 21 September werd in deze cultuur de bladspiraal in enkele

rosetten zichtbaar; zij was door 15–17 bladparen voorafgegaan. De spiraal begon dus met het 31–35^{e} blad boven de cotylen.

Het was nu van belang te weten, wanneer dit blad aangelegd was. Hiertoe sneed ik den 20 Juli een aantal rosetten vlak boven het vegetatiepunt horizontaal door, nadat ik, sedert hare ontkieming, de volwassen bladeren geteld en gemerkt had. Op de doorsneden was het 11^{e} bladpaar boven de cotylen nog juist met de loupe zichtbaar.

Men mag dus concludeeren, dat de inwendige differentieering van het 15–17^{e} bladpaar, waarop, zooals ik zooeven mededeelde, in de voorlijkste exemplaren dezer cultuur de spiraal volgde, in de laatste helft van Juli, misschien zelfs reeds vroeger, heeft plaats gevonden.

Voor de verdere individuen, wier spiraal voor het ongewapend oog eerst later zichtbaar wordt, zal dan ook de aanleg vermoedelijk later plaats vinden.

Het zou van groot belang zijn, deze onderzoekingen op nauwkeuriger wijze voort te zetten, ten einde, door de kennis van het tijdstip van de verandering van den bladstand, te kunnen geraken tot een beoordeeling van de uit- en inwendige oorzaken, waardoor deze bepaald wordt.

Men kan b. v. het verband onderzoeken tusschen den levensduur der rosetten en de kans op een fraai gedraaiden stengel. De levensduur der rosetten kan men binnen zekere grenzen willekeurig veranderen door de keuze van het tijdstip van uitzaaien. Zaait men in den tuin in September, dan blijven de planten 1½ jaar roset; zaait men in Maart tot Mei, zoo blijven zij omstreeks een jaar roset; zaait men in Juni, Juli of Augustus, zoo blijven zij slechts 11–9 maanden in dien toestand, en eindelijk, zoo men in September in een broeikas onder gunstige omstandigheden zaait, kan men het rosetleven tot omstreeks 8 maanden verkorten. In al deze gevallen vindt de groei der stengels, zoo goed als te gelijkertijd, in Mei plaats; deze groei is, binnen de aangeduide grenzen, van den levensduur der rosetten onafhankelijk.

Rosetten van 1½ jaar zijn veel krachtiger, die van 8 maanden veel zwakker dan de normale van omstreeks een jaar, de eerste leveren veel sterker stengels, die van 8 maanden veel zwakker stengels. En van deze sterkte der rosetten hangt de kans op gedraaide stengels in zeer hooge mate af[1]). Het is duidelijk, dat met

1) Uitvoeriger in: On Biastrepsis in its relation to cultivation.

den langeren of korteren levensduur een grooter of kleiner aantal bladeren gepaard gaat. Hoe groot dit kan worden, vóór de plant een stengel maakt, heb ik nog niet bepaald, wel hoe klein het bij den kortsten door mij bereikten levensduur der rosetten is.

Ik deed dit op een zaaisel van 1 September 1894; ik merkte op 15 November aan een aantal exemplaren het zevende bladpaar boven de cotylen en vond dit op 11 Mei 1895 terug, zoodat ik van daaruit verder kon tellen. De stengel begon bij het 18–20e bladpaar. Later in den zomer bleek, dat de stengel tot aan het eindhoofd nog 9–10 bladparen voortgebracht had[1]).

De omstandigheid, dat de stengel hier reeds bij het 18–20e bladpaar begon, terwijl in een normale cultuur op het 15–17e bladpaar in de voorlijkste individuen de spiraal volgt, verklaart, ten minste voor een deel, waarom de stengels der in September gezaaide exemplaren in den volgenden zomer zich niet of bijna niet draaiden.

Chrysanthemum segetum.

Het aantal der lintbloemen op de bloemhoofdjes dezer plant is in den regel 13; het wisselt echter volgens de wet van Quetelet. De in tuinen gekweekte planten dezer soort zijn in het algemeen rijker aan lintbloemen, zij toonen een tweetoppige curve, wier toppen op 13 en 21 liggen. Door selectie kan men uit dit gemengde ras twee zuivere rassen isoleeren, wier straal-curven éentoppig zijn en wier afzonderlijke toppen bij de zooeven genoemde cijfers liggen[2]).

Voor de studie van de variabiliteit van het aantal der straalbloemen per hoofdje heeft men tot nu toe bij de Composieten eenvoudig alle beschikbare hoofdjes genomen en daarop de lintbloemen geteld. De plaats, waar de hoofdjes op de plant zaten, valt daarbij geheel buiten de beschouwing.

Het komt mij echter voor, dat ook die plaats een nauwkeurig onderzoek verdient en dat de hoofdjes met verschillend aantal lintbloemen geenszins zonder regel over de plant verspreid zijn. Bij *Chrysanthemum segetum* groeit de kiemstengel recht omhoog en draagt aan zijn uiteinde een hoofdje, dat als eindhoofdje der plant of als primair hoofdje kan worden beschouwd. Ik heb zeer

1) Een normale, d. i. in het voorjaar gekiemde plant brengt gewoonlijk meer dan 30 bladparen, of ten minste meer dan 60 bladeren, voort, aleer zij haren stengel maakt.

2) Ueber Curvenselection bei *Chrysanthemum segetum.*

dikwijls het aantal lintbloemen op dit hoofdje vergeleken met het gemiddeld aantal voor de overige hoofdjes der plant en daarbij gevonden, dat het eindhoofdje dikwerf bijzonder bevoorrecht is. Want op planten, die aan lintbloemen rijker zijn dan het gemiddelde van het ras, waartoe zij behooren, is dit aantal op de eindbloem in den regel grooter dan het gemiddelde voor de overige hoofdjes der plant.

De hoofdstengel van *Chrysanthemum segetum* draagt zijn zijtakken in een dubbele periode; zeer groote vlak aan zijn voet en hooger op zwakkere, in een naar boven eerst toe, dan afnemende reeks, wat de lengte en den graad van vertakking betreft. De sterkste dezer takken dragen zijtakken der derde orde en deze wederom niet zelden takken der vierde en soms ook der vijfde orde.

Het tijdstip van den bloei der hoofdjes gaat natuurlijk niet parallel met de tak-orde; toch zal men in Juli meest alleen het eindhoofdje en de takken der tweede orde zien bloeien, terwijl deze in Augustus of September grootendeels uitgebloeid en door hoofdjes der derde en vierde orde vervangen zijn.

In het algemeen neemt nu de variabiliteit in den loop van den zomer allengs af, en wel deels zoo, dat bij typische exemplaren de curve erger wordt, deels zoo, dat afwijkende exemplaren allengs geringere afwijkingen gaan vertoonen.

Mijn onderzoek over deze, naar het mij toeschijnt, zeer belangrijke quaestie is nog geenszins afgeloopen en ik wensch dan ook hier slechts den uitgesproken regel door enkele voorbeelden toe te lichten.

Het enger worden der variatie-curve leerde ik het eerst op de zaaddragers van mijn 13-stralig ras in 1892 kennen. Hun curve werd op den 10 Augustus van dat jaar bepaald en wisselde toen nog tusschen 11 en 21 randbloemen. Allengs namen deze grenzen af, totdat ten slotte de jongste hoofdjes slechts 13 en 14 straalbloemen droegen[1]).

Evenzoo in het volgend jaar. In Juli bepaalde ik de straalcurve voor de zaaddragers van hetzelfde ras; zij varieerden in 27 hoofdjes tusschen 10 en 19. In Augustus werd deze telling herhaald en van de 81 hoofdjes hadden er 6 twaalf randbloemen, 65 dertien randbloemen en de overige 10 hadden 14 randbloemen.

Overeenkomstige waarnemingen heb ik sedert nagenoeg jaarlijks gedaan.

---

1) Eine zweigipflige Variationscurve, *Opera V*, S. 564—566.

Als tweede voorbeeld kies ik de zaaddragers van 1898, door voortdurende selectie[1]) ontstaan uit het bovengenoemde, in tuinen gekweekte mengras, dat in zijn curve twee toppen, op 13 en op 21, heeft. Op deze zaaddragers bloeiden in de eerste dagen van Augustus de eindhoofdjes; de zijhoofdjes, die op 1 September bloeiden, werden op dien dag geteld; zij behoorden meest tot de tweede en derde takorde. Op 10 October en op 1 November werden deze tellingen aan de op die dagen bloeiende hoofdjes herhaald, en wel zoo, dat in den regel geen hoofdje in twee tellingen werd opgenomen. Op 1 November bloeiden voornamelijk de derde en vierde takorde der lagere en de vijfde orde der hoogere zijtakken.

Ik geef thans de cijfers voor elk dezer drie planten afzonderlijk:

Plant A (5 d).

Aantal lintbloemen:	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.	25.
Eindbloem:	–	–	–	–	–	–	–	–
Aantal hoofdjes op 1 Sept.	–	–	–	–	–	–	–	–
„ 10 Oct.	1	0	0	1	0	3	2	4
„ 1 Nov.	0	1	0	1	0	3	2	4

L.	26.	27.	28.	29.	30.	31.	32.	33.	34.	35.	36.	37.	38.	39.	40.	43.	45.	48.
Eindbl.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1.
1 Sept.	–	–	–	2	0	6	4	4	3	5	1	1	2	0	2	1	1	0
10 Oct.	7	8	9	3	2	0	1	0	0	0	1	0	–	–	–	–	–	–
1 Nov.	3	6	3	1	0	1	0	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

SAMENVATTENDE:

Aantal hoofdjes.		Med.
Eindbloem	1	48
1 September	32	33
10 October	42	27
1 November	28	26

Med. is hier het gemiddelde, volgens Galton's methode berekend.

Plant B (11 d).

Aantal lintbloemen	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.	25.	26.
Eindhoofdje	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Aantal hoofdjes op 1 Sept.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	6	6
„ 10 Oct.	–	1	2	0	3	3	4	4	2	3	5	2
„ 1 Nov.	2	1	0	2	2	4	4	3	3	1	1	0

L.	27.	28.	29.	30.	31.	32.	33.	34.	35.	36.
Eindbl.	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–
1 Sept.	2	4	0	4	1	3	4	3	1	1
10 Oct.	4	0	–	–	–	–	–	–	–	–
1 Nov.	0	–	–	–	–	–	–	–	–	–

SAMENVATTENDE:

Aantal hoofdjes.		M.
Eindhoofdje	1	35
1 Sept.	36	28
10 Oct.	33	22
1 Nov.	23	21

1) Ueber Curvenselection bei *Chrysanthemum segetum.*

Plant C (4 b).

Aantal lintbloemen	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.	25.	26.
Eindhoofdje	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Aantal hoofdjes op 1 Sept.	–	–	–	–	–	–	–	–	2
,, 10 Oct.	1	0	0	1	0	0	2	5	2
,, 1 Nov.	–	–	–	1	1	3	1	0	1

L.	27.	28.	29.	30.	31.	32.	33.	34.	35.	36.
Eindh.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
1 Sept.	5	2	1	2	1	0	0	0	1	–
10 Oct.	5	1	0	1	–	–	–	–	–	–
1 Nov.	0	1	0	–	–	–	–	–	–	–

SAMENVATTENDE:

Aantal hoofdjes.		M.
Eindhoofdje	1	46
1 Sept.	14	28
10 Oct.	18	26
2 Nov.	8	23

Uit deze cijfers blijkt voldoende, dat in den loop van den zomer, bij het hooger worden der telkens bloeiende takorde, het gemiddeld aantal lintbloemen per hoofdje op deze planten allengs afneemt. Dit afnemen geschiedt daarbij op zeer eigenaardige wijze. Het volgt den regel van Ludwig, volgens welken de hoofd- en bijgetallen van de reeks van Braun en Schimper als toppen op de straal-curven der Composieten optreden[1]). Men ziet ze, gedurende den zomer, den top niet verschuiven, maar verspringen, daarbij de cijfers 34, 26 en 21 of hun naaste buren bij voorkeur kiezende.

Bij de geringe aantallen van hoofdjes, die elke plant draagt, is de loop der curven nog niet zeer duidelijk en zijn de toppen nog niet zeer scherp geteekend. De loop der curven is echter duidelijk genoeg om ze als eentoppig en gelijkbeenig te mogen beschouwen en dus het gemiddelde volgens Galton voor den top te nemen, ten minste voor deze berekening. Ik stel dan nog eens de gevonden waarden der gemiddelden samen, daarbij de datums weglatende:

Gemiddelden (M.) uit de vorige tabellen.

Cijfers van Braun:	21	26 (= 5 + 8 + 13)	34 (13 + 21).	Eindhoofdje
Plant A	–	26; 27	33	48
,, B	21; 22	28	35	35
,, C	23	26; 28	–	46

Een nauwkeuriger samenvallen kan men bij deze kleine reeksen van waarnemingen niet verwachten, en ook niet, omdat de afzonderlijke takorden niet scherp van elkander afgezonderd werden. Men mag echter veilig besluiten, dat op planten, wier aantal lintbloemen

1) F. Ludwig, Ueber Variationscurven, Bot. Centrbl. LXXV 1898, en de overige daar geciteerde literatuur.

door selectie is toegenomen, *dit aantal in de opeenvolgende takorden afneemt, daarbij overeenkomstig de wetten van Quetelet en van Ludwig in hoofdzaak van den eenen top naar den anderen overspringende.* Meer uitvoerige en meer systematische waarnemingen zijn echter vereischt, aleer men tot een nauwkeurige kennis van het hier slechts geschetste verschijnsel zal kunnen geraken.

Cytisus candicans Attleyanus. (Plaat I.)

In mijn opstel over de erfelijkheid van synfisen heb ik een aantal waarnemingen over het herhaalde voorkomen van bekers in bepaalde rassen in mijn proeftuin beschreven[1]). In het bijzonder heb ik op een stamboom van *Trifolium pratense quinquefolium* aangewezen, hoe bekers in de eene generatie ontbreken en in de andere optreden, en toch zoo veelvuldig gezien worden, dat aan een gemeenschappelijke oorzaak niet getwijfeld kan worden. Deze oorzaak kan geene andere zijn als een erfelijke aanleg, die zich, in dit geval, in mijn ras sterker ontwikkeld vertoonde dan bij andere familiën van roode klaver.

Wat in het bijzonder de bekers der Papilionaceeën betreft, heb ik nog andere voorbeelden genoemd (*Trifolium repens, Robinia Pseud-Acacia, Cytisus Laburnum*), waar één of meer bladschijven van het samengestelde blad in ascidiën veranderd waren. Bij *Trifolium repens* merkte ik op, dat deze bekers, die daar zeer talrijk waren, steeds uitsluitend aan de eerste bladeren in het voorjaar voorkwamen.

Dit verschijnsel wees reeds op een bepaalde periodiciteit. Maar gewoonlijk komen bekers in zóó gering aantal op een zelfde plant voor, dat de gelegenheid ontbreekt, onderzoekingen over hunne periodiciteit te doen. Zelfs de bekers van *Magnolia*, waarvan ik er in den loop van acht jaren op een groep van heesters ruim honderd verzamelde, waren in verhouding tot het groote aantal bladeren en takken te weinig talrijk, om een bepaalde wet omtrent hunne verspreiding te verraden.

Een zeldzaam gunstig geval voor dit doel heeft zich in het voorjaar van 1898 in mijn proeftuin voorgedaan. Het is de op plaat I afgebeelde tak van *Cytisus candicans Attleyanus*. Van dezen heester, die om zijnen grooten rijkdom van sierlijke gele bloemtrossen in de koude kassen van botanische tuinen veelvuldig gekweekt wordt, had ik een jonge plant in een pot. Een der onderste takken van den

1) *Opera V,* blz. 535 en 542—543.

omstreeks een halven meter hoogen stam droeg een aantal bekers. Elders werden deze niet gevonden, ofschoon de plant rijk vertakt en rijk bebladerd en in alle opzichten zeer krachtig ontwikkeld was. Ook sedert heeft dit exemplaar geen bekers meer voortgebracht en bij andere exemplaren der zelfde soort zocht ik ze eveneens te vergeefs.

Aan den afgebeelden tak bevonden zich zeven bekers en hunne verspreiding toonde een zoo duidelijke betrekking tot de geheele morphologische periodiciteit van den tak, dat aan een oorzakelijk verband geen twijfel kon bestaan.

Ten einde deze periode gemakkelijk te kunnen beschrijven, heb ik alle bladeren van dezen tak genummerd, te beginnen met de twee onderste, die reeds afgevallen waren.

Bekers komen nu aan de volgende bladeren voor:

blad 17, één onvolkomen beker.
„ 11, één volkomen „
„ 10, twee „ bekers.
„ 9, één „ beker; 1 zijblad ontbreekt.
„ 8 „ „ „
„ 7 „ onvolkomen beker.

Men heeft dus op elke 6 bladeren:

blad	1–6	7–12	12–18	19–24
bekers:	0	6	1	0

De productie van bekers, aanvankelijk = o, is van blad 7–10 allengs toegenomen en van blad 10–11 wederom afgenomen, terwijl hooger op nog slechts een enkel blad een bekertje gemaakt heeft.

De volkomenheid der bekers sluit zich hierbij aan, daar de bekers van het onderste en het hoogste bekerdragende blad minder volkomen waren, dan die der bladeren 8–11.

In de bijfiguren der plaat zijn deze bekers afzonderlijk voorgesteld, elk met het cijfer van het blad, dat hem voortbracht.

Blad 7 heeft het eindblaadje tot een lang peperhuis vervormd; in de onderste helft zijn de randen eenvoudig aanééngegroeid, in de bovenste helft is het blad wederom normaal. De doorsnede *c* toont dus de holte van den beker en is naast 7 *a* afzonderlijk voorgesteld. 7 *b* is hetzelfde bekertje, van ter zijde gezien.

Blad 8 heeft het eindblaadje veranderd in een zeer klein, lang gesteeld bekertje; de steel is dun en draadvormig en vertoont geen gewricht aan zijn voet. In de bijfiguren is het blad 1½ maal doch

het bekertje 5 maal vergroot, om den bouw duidelijker te kunnen aangeven. Evenzoo zijn de figuren 9 en 10 geteekend.

In blad 9 is het eindblaadje nagenoeg gelijk aan dat van blad 8; het bekertje is iets grooter en iets wijder open. Eén der beide zijblaadjes ontbreekt; het is niet afgebroken, want ook de plaats van aanhechting is onontwikkeld. Het is bekend, dat somwijlen bij bekervorming alleen de draadfijne steel aanwezig is, terwijl aan zijn top de beker geheel ontbreekt, dit is dan slechts een nog hoogere graad van misvorming in dezelfde reeks. Zulk een draadje is soms uiterst fijn en zou gemakkelijk verloren kunnen gaan.

In blad 10 is zoowel het eindblaadje als een der beide zijblaadjes bekervormig; de bekertjes zijn klein en op den top van zeer lange dunne steeltjes, zonder zichtbaar gewricht aan hun voet, gezeten.

Blad 11 is nagenoeg gelijk aan blad 8; het is niet afzonderlijk afgebeeld, maar zijn cijfer is naast de bijfiguur van blad 8 geplaatst.

Blad 17 heeft een onvolkomen beker, doch van een ander maaksel dan blad 7. Hier is de onderste helft van het blad normaal en de bovenste bekervormig. De doorsnede bij *c* is dus die van een gewoon blad, zooals ten overvloede nog in fig. 17 *c* is voorgesteld, 17 *a* toont den beker van voren en 17 *b* van ter zijde.

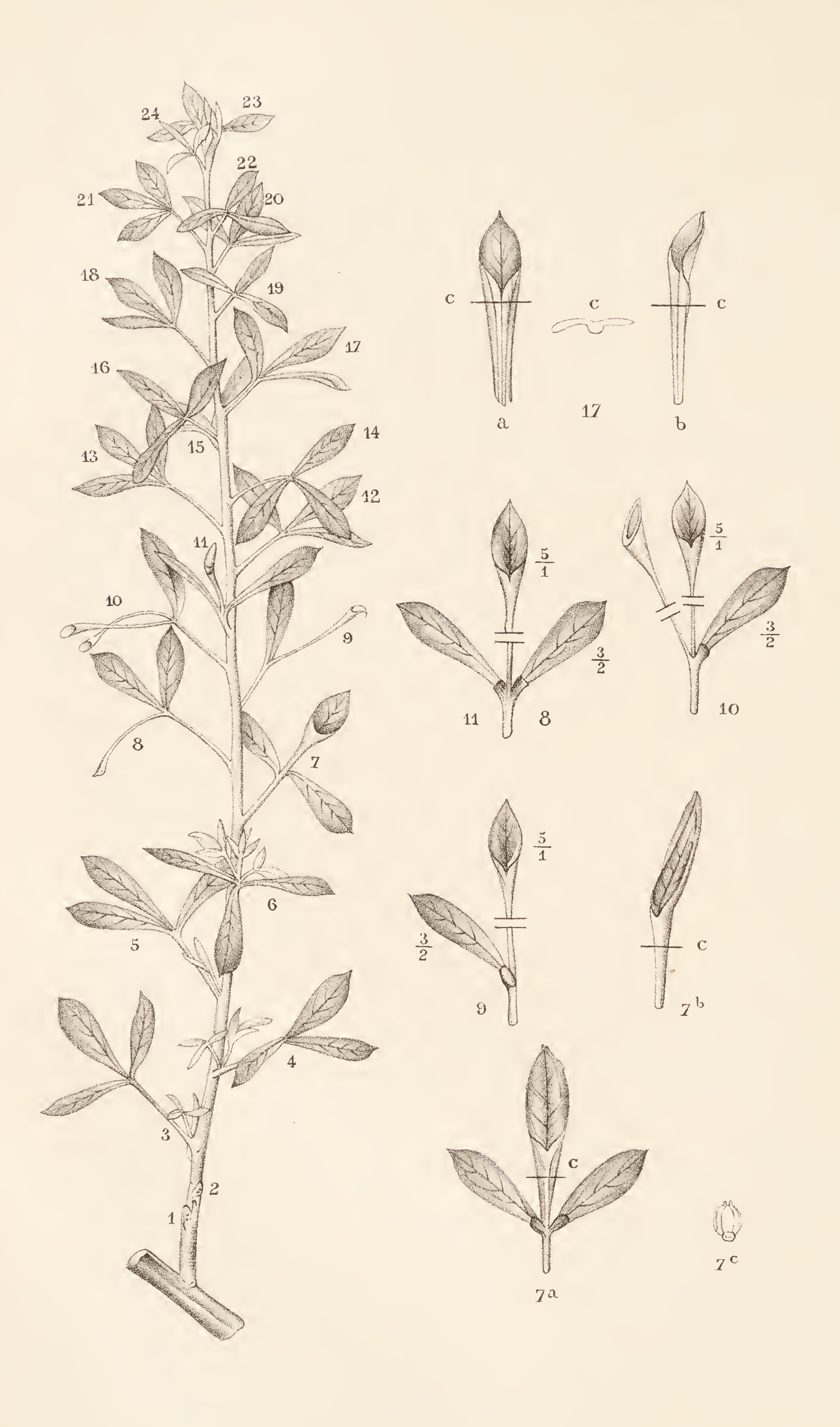
Stelt men, willekeurig, de onvolkomen bekers door ½ voor en het ontbrekende zijblaadje van n⁰ 9 door (½), dan heeft men de volgende reeks:

blad n⁰	1–6	7	8	9	10	11	12–16	17	18–24
bekers:	0	½	1	1+(½)	2	1	0	½	0

Men ziet hieruit, dat, wanneer het mogelijk was de intensiteit der bekervorming feitelijk te meten, men waarschijnlijk tot de constructie van een curve dier intensiteit zou kunnen geraken. Die curve zou den tak tot abscis-lijn hebben en haar maximum op de ordinaat van blad 10 bereiken.

Het zou van belang zijn, deze periodiciteit met de periodiciteit der overige eigenschappen op den tak te vergelijken. Noch de grootte der bladeren, noch de lengte der internodiën leende zich echter daartoe. De bladeren zijn over het grootste gedeelte van den tak zeer gelijk in grootte; de internodiën wisselen te onregelmatig in lengte en met te kleine verschillen. Alleen de ontwikkeling der okselknoppen toonde een duidelijke periodiciteit. Takjes vindt men alleen in de oksels der bladeren 3–6, en wel zóó, dat blad 6 het best ontwikkelde takje in zijn oksel heeft. Want dit had, op het oogenblik, dat de tak afgesneden werd, reeds 4 blaadjes met ten deele





 Fa. P. W. M. Trap impr.

ontplooide schijven, terwijl de okseltakjes van blad 3–6 slechts elk 1–2 zulke blaadjes droegen. In den oksel van blad 7, het onderste bekerblad, was de knop nog gesloten, evenzoo in alle hoogere oksels.

De zijtakken bereiken dus hun maximum bij blad 6, dat is vier bladeren lager dan de bekers.

Verklaring van Plaat I.

Een zijtak van een jong exemplaar van *Cytisus candicans Attleyanus* met bekers in de bladeren 7-11 en 17. Deze bekers in de zijfiguren eenigzins vergroot en voor blad 7 en 17 van twee verschillende zijden en in doorsnede voorgesteld. Zie overigens blz. 101-102.

RÉSUMÉ.

Sur la périodicité des anomalies dans les plantes monstrueuses.

La «grande période de la variabilité», décrite pour le trèfle à cinq feuilles (*Opera VI*, p. 75), se retrouve de la même manière chez d'autres plantes variables ou anormales. Sur chaque tige anormale l'intensité de l'anomalie augmente de la base jusque sur les entre-nœuds les plus vigoureux, pour diminuer ensuite vers le sommet. Si les anomalies sont rares ou faiblement développées, elles ne se montreront que vers le milieu de la tige; plus elles seront fréquentes et mieux elles montreront la règle de leur dispersion. Seulement il est bien rare qu'un cas absolument pur se présente; ordinairement l'évidence de la règle générale est plus ou moins troublée par d'autres circonstances.

Chez le *Dipsacus sylvestris torsus* la position spiralée des feuilles ne commence qu'après toute une série de feuilles décussées. C'est ordinairement vers le quatrième mois après la germination qu'on en observe les premières indices. De même on voit très souvent que les 1–3 derniers nœuds de la tige au-dessous de l'inflorescence ont des feuilles décussées ou ternées. Les rameaux se comportent de la même manière. Sur une tige tordue le lieu de la plus grande intensité de la torsion se manifeste par la plus grande richesse en rameaux axillaires à disposition anormale des feuilles ou à torsions locales. Ce lieu se trouve vers le milieu de la tige; les branches les plus basses et les plus hautes sont ordinairement décussées sur toute leur longueur. Seulement celles qui proviennent de la rosette des feuilles radicales forment une période à part, se rattachant à la première année de la végétation.

Si on réussit à affaiblir les plantes de la race tordue à un tel degré

qu'elles ne produisent plus de belles torsions, on en trouve souvent encore quelques vestiges. Ceux ci s'observent environ au milieu de l'axe de la seconde année, à la hauteur où l'intensité de la torsion était la plus grande dans les obervations rapportées ci-dessus. J'ai étudié ce phénomène sur des plantes semées au mois de septembre et dont la production de la tige dans l'année suivante avait été obtenue à l'aide d'une culture forcée dans une serre pendant les premiers mois après le semis.

Une localisation tout à fait analogue, des torsions locales sur le milieu de tiges ailleurs normales, m'a été offerte par une culture de *Dipsacus laciniatus*, laquelle sur environ 300 plantes ne donnait pas encore de tiges tordues, au degré ordinaire de la torsion de *Dipsacus sylvestris torsus*.

Les capitules de *Chrysanthemum segetum* sont ornés de fleurs ligulées dont le nombre varie ordinairement autour de 13 pour l'espèce à l'état sauvage et autour de 13 et de 21 pour la race mixte qu'on cultive dans les jardins.

Cette variabilité dépend, entre autres causes, de l'ordre des axes sur un même individu. Quand on compare les capitules fleuris vers la fin de l'été sur les tiges du 3e et 4e ordre aux capitules des rameaux principaux au commencement de l'été, on constate que l'amplitude de la variation a diminué. La courbe est devenue de plus en plus étroite.

J'ai réussi à produire une race à fleurs du rayon beaucoup plus nombreuses que les races jusqu'ici connues. Leur nombre oscille autour des chiffres 26 et 34 et a atteint en maximum 48.

Dans cette nouvelle race encore mixte le nombre des fleurs ligulées a diminué régulièrement, sur chaque individu, pendant tout l'été, de la sorte que le sommet 21 de la courbe de la race ordinaire des jardins a reparu sur ces plantes qui paraissaient l'avoir perdu totalement au commencement de leur floraison. On trouvera les chiffres de ces courbes aux pages 98–99 du texte hollandais, où ils sont donnés pour trois plantes différentes au 1er septembre, vers le milieu du mois d'octobre et au premier novembre.

Notre planche (I) donne un dernier exemple de la périodicité des anomalies. C'est un rameau de *Cytisus candicans Attleyanus* portant sept ascidies, distribuées d'après la règle nommée. La première feuille qui en porte est la 7e, l'ascidie est peu développée, n'embrassant que la moitié inférieure de la feuille. Les feuilles 8 et 9 ont chacune une ascidie très petite mais longuement pétiolée, le n^{0} 10 en a de nouveau une. Sur toute la partie suivante de la tige

on ne trouve qu'une seule ascidie, sur la feuille 17; et celle-ci n'est développée qu'à moitié, c'est-à-dire ne comprenant que la moitié supérieure de la foliole.

Il est donc évident que la faculté de produire des ascidies augmente de la base jusqu'à la dixième feuille, pour diminuer ensuite bien rapidement.

La périodicité des anomalies correspond en outre à un phénomène bien connu pour diverses monstruosités. Celles-ci dépendent, dans leur développement plus ou moins complet, de la saison. Sur le *Chelidonium majus* à fleurs doubles les premières fleurs sont simples. Viennent ensuite des fleurs à 5–6 pétales et vers l'été le nombre des pétales s'accroît successivement jusqu'à environ 15. Les *Bégonia* tubéreux sont presque tout à fait stériles, seulement vers la fin de l'été ils produisent des fleurs moins doublées, pourvues de stigmates et d'étamines. C'est de ces fleurs qu'on récolte les graines. Le *Chrysanthemum inodorum plenissimum* et beaucoup d'autres composées à capitules doubles sont très sensibles aux agents extérieurs, plus leurs tiges et rameaux sont vigoureux et plus complète est la doublure de leurs fleurs.

Il serait facile d'ajouter à ces observations toute une série d'autres cas, insuffisamment étudiés il est vrai, mais tous indiquant la généralité de la périodicité des anomalies.

(Botanisch Jaarboek, uitgegeven door het Kruidkundig Genootschap Dodonaea te Gent, Bd. XI, 1899, blz. 46.)

SUR LA CULTURE DES FASCIATIONS DES ESPÈCES ANNUELLES ET BISANNUELLES.

La production des races héréditaires des différentes monstruosités m'a permis d'étudier dans quelles conditions ces anomalies apparaissent. Ces races sont loin de posséder la fixité des variétés ordinaires. En effet, dans la majorité des cas, elle ne produisent que la moitié ou le tiers d'individus monstrueux. La sélection la plus rigoureuse des porte-graines et leur isolement complet pendant la floraison sont nécessaires pour conserver la race dans le degré de développement atteint, mais jusqu'ici ces précautions n'ont pas permis d'obtenir des races monstrueuses complètement exemptes d'individus normaux.

A chaque génération on voit réapparaître de ces individus normaux en plus ou moins grand nombre. Ce nombre dépend naturellement des propriétés héréditaires des individus choisis qui ont produit les graines, mais il semble qu'en supposant une bonne sélection les différences entre les divers porte-graines d'une même race ne soient pas bien notables.

Ce nombre dépend en outre, et dans une mesure bien plus grande, de la manière dont les graines sont semées et les jeunes plantes cultivées. Il n'est pas rare qu'on puisse doubler le nombre des individus héritiers par un bon traitement; il est très facile de réduire ce nombre par une mauvaise culture; souvent même les meilleures graines ne donnent alors absolument pas le résultat espéré.

La Célosie Crête-de-Coq, ce cas classique d'une fascie héréditaire, n'est elle-même point du tout indépendante de la culture. Pour leur voir acquérir les plus grandes dimensions possibles, il est indispensable de repiquer plusieurs fois les jeunes plantes en éliminant chaque fois toutes celles qui se rapprochent plus ou moins du type normal et ensuite de leur donner le meilleur terrain, des arrosements copieux, des engrais liquides, etc. Chacun sait qu'on s'expose régulièrement à des déceptions très désagréables quand on ne se conforme pas aux règles prescrites pour cette culture.

Il en est de même pour la culture des monstruosités des plantes sauvages. Leur dépendance à l'égard des procédés de culture employés est peut-être encore plus grande. Seulement on ne s'y

attend guère. L'espèce sauvage croît sans aucune aide, ses individus monstrueux se rencontrent souvent, sans qu'il soit possible d'indiquer la cause de cette déviation. On en conclut qu'on pourrait avoir les anomalies dans les jardins sans leur donner plus de soins qu'à l'état sauvage.

Ce qu'on oublie, c'est qu'on est frappé de trouver une fascie ou une plante tordue sur plusieurs milliers d'individus spontanés, tandis que dans son jardin on s'attend à voir anormaux tous les exemplaires de ces cultures. Or il est évident, que pour reproduire en assez grand nombre des anomalies, qui sont exceptionnelles à l'état spontané, il faut aussi des soins exceptionnels. Il en suit que la culture de monstruosités de plantes sauvages exige des soins plus étendus et plus assidus que la culture ordinaire des plantes ornamentales elles-mêmes.

Pour pouvoir leur donner ces soins, il est absolument nécessaire de connaître plus ou moins complètement la biologie de chaque plante. Ce qui est indispensable pour une espèce, peut être nuisible pour une autre. C'est surtout la durée ordinaire de la vie qui a ici une très grande influence. Le traitement qui donne la récolte la plus riche en monstruosités est différent pour les espèces vivaces, pour les formes bisannuelles et les formes annuelles.

C'est ainsi, que, pour prendre un exemple, il est préférable de s'adresser à des types dont on rencontre à la fois des individus annuels et des individus bisannuels. Nos flores ne sont guère explicites à cet égard et l'observation des espèces en question dans la nature ne semble pas toujours bien propre à nous renseigner sur ce sujet. Quant aux plantes cultivées, chacun sait que la Betterave et la Carotte de nos champs sont en partie bisannuelles et en partie annuelles. D'autre part, j'ai semé pendant plus de dix années des centaines d'individus de *Crepis biennis* et de *Dipsacus sylvestris* sans jamais en avoir d'autres que des types strictement bisannuels.

On pourrait appeler facultativement annuelles les plantes, qui, dans un même semis, peuvent produire des individus annuels et bisannuels. La durée de leur vie influe beaucoup sur leur force individuelle; les exemplaires annuels sont souvent bien chétifs à côté des individus bisannuels. La même influence se manifeste sur les anomalies, quand ces plantes appartiennent à des races monstrueuses; les monstruosités sont plus nombreuses, plus grandes et plus parfaites sur les individus bisannuels.

Il faut donc, pour la culture, faire en sorte que les plantes ne puissent produire la première année qu'une rosette de feuilles radi-

cales. Mais d'autre part on doit avoir soin que ces rosettes deviennent aussi vigoureuses que possible avant d'émettre leurs tiges.

J'ai établi ces règles par des expériences faites sur des races fasciées d'espèces facultativement annuelles et que je me propose de décrire dans cet article. Elles sont corroborées par des expériences sur des formes purement bisannuelles, soit fasciées (par ex. *Crepis biennis fasciata*), soit tordues (par ex. *Dipsacus sylvestris torsus*) et que j'espère décrire dans un autre mémoire[1]).

Les fascies en question sont des cultures d'*Aster Tripolium*, d'*Oenothera Lamarckiana* et de *Picris hieracioides*. Je traiterai séparément de la culture annuelle et de la culture bisannuelle de chacune de ces espèces.

Aster Tripolium fasciatus, Culture annuelle. — Ma race descend d'un individu bisannuel fortement fascié trouvé en graines aux environs d'Amsterdam au mois d'octobre 1890. De ces graines j'ai eu, pendant cinq années, une race annuelle, dont les générations successives sont devenues de plus en plus riches en fascies, par une sélection répétée et une culture continuellement améliorée. Toutefois elles n'ont jamais atteint la largeur de la tige de la première plante-mère, en d'autres termes il n'y a pas de traitement appliqué aux individus annuels qui puisse rivaliser avec la culture bisannuelle.

On peut semer les graines en place ou en terrines. Cette différence, qui n'a qu'une signification très médiocre pour la production de monstruosités quand il s'agit de formes purement bisannuelles, comme le *Crepis biennis fasciata* et le *Dipsacus sylvestris torsus*, ou bien de la culture bisannuelle de notre plante en question, a une très grande influence sur la production des fascies par les exemplaires annuels de l'*Aster Tripolium.*

Au commencement de mes cultures j'ai semé les graines sur place, dans les premiers jours de mai 1891. Au mois de septembre j'en avais une vingtaine d'individus en fleurs, dont une seulement avait fait une très petite fascie, en élargissant la capitule terminale de sa tige. Les autres étaient normaux. J'ai récolté les graines de la plante anormale et quelques autres, qui étaient les plus vigoureuses.

De ces graines j'ai fait, l'année suivante, deux cultures. Pour l'une j'ai semé en place le 6 mai 1892; j'en ai eu environ soixante

---

1) Voir pour les torsions: On Biastrepsis in its relation to cultivation; et pour les fascies: Ueber die Abhängigkeit der Fasciation vom Alter bei zweijährigen Pflanzen.

plantes dont la moitié ont fleuri, tandis que les autres étaient réduits à une rosette. Aucune plante n'a donné une fascie.

Pour l'autre culture j'ai semé en terrine le 27 mars, j'ai repiqué en godets le 27 avril et j'ai tenu mes plantes sous châssis jusqu'au mois de juin. La floraison a commencé dans les premiers jours d'août et presque toutes les plantes avaient développé des tiges. La culture en godets et sous châssis a donc eu une influence très grande sur la durée de la vie; elle a rendu annuelles presque tous les individus d'un semis, lequel, fait en pleine terre, aurait donné la moitié d'exemplaires bisannuels.

L'influence sur la fasciation a été aussi remarquable. Parmi les cinquante-quatre individus fleuris il y en avait deux à tiges fasciées. Les fascies étaient assez belles mais pas très larges, elles furent isolées avant la floraison en compagnie de deux autres exemplaires, qui étaient choisis comme elles pour porte-graines, ayant chacune une feuille fendue à son sommet.

La culture en godets et sous châssis prolonge la vie de la jeune plante avant la période de la production de la tige, car elle permet un semis plus précoce, en assurant toutefois une germination beaucoup plus rapide et plus régulière. En second lieu la croissance des jeunes plantes se trouve accélérée dans une grande mesure. Et le résultat n'est pas douteux; il se manifeste aussi bien dans la largeur plus grande de la tige que dans sa hauteur, qui atteint souvent environ deux mètres, tandis que les individus semés en pleine terre ne sont que d'un mètre ou encore moins.

La culture sous verre a donc une influence tout à fait analogue à la culture bisannuelle, seulement elle n'atteint jamais le même degré d'effet.

Le résultat de cette expérience décrite m'a fait renoncer à semer sur place les graines de mes *Aster* et recourir à la culture sous verre.

En 1893 j'ai commencé une expérience relative à l'influence des engrais sur la fasciation. La plante mère ou première génération de ma race ayant fleuri en 1890, j'avais alors la quatrième génération. J'ai semé en terrine le 6 avril, repiqué en godets le 6 mai et mis en place le 24 de ce mois. J'ai repiqué dans six lots d'environ deux mètres carrés chacun et portant chacun environ cinquante individus. En plantant j'ai éliminé les rares individus chez lesquels la tige n'était pas encore visible. Un lot restait sans engrais, deux recevaient des doses insuffisantes, les trois autres ont été fortement amendés par trois engrais différents, à savoir la poudre de corne

de bœuf broyée, la feuilligène et la fleurigène de M. Poiret à Arras. Dans chacun des trois premiers lots je n'ai eu qu'une plante fasciée, la feuilligène en a donné deux, la fleurigène cinq et les cornes de bœuf quatre. En somme, quatorze individus fasciés sur deux cent quatre-vingt-onze ou environ 5 %.

Le résultat n'était pas encore bien considérable, toutefois il est évident que la richesse des fascies n'a été augmentée, par rapport à la génération précédente, que dans les lots bien fumés, qui ont donnés à eux seuls onze fascies sur une totalité de presque cent cinquante plantes (environ 7 %).

Mais l'influence de cette culture luxuriante s'est manifestée tout autrement dans l'année suivante. Dans cette année, j'ai cultivé ma race de la même manière que dans la génération précédente et j'ai semé les graines des trois meilleurs porte-graines choisis chacun sur un des trois lots fumés. J'avais donc trois lots, de quatre mètres carrés chacun et portant chacun cent plantes, c'est-à-dire le même nombre par mètre carré qu'en 1893. Comme amendement je n'ai donné cette année que de la poudre de corne de bœuf broyée. Mais la proportion des plantes annuelles a été assez faible; au mois de septembre il n'y avait que cent trentequatre tiges, c'est-à-dire un peu moins que la moitié des individus.

Au contraire, la richesse en fascies s'est augmentée d'une manière tout-à-fait inattendue. Il y en avait en tout soixante-douze, c'est-à-dire 54 %.

L'influence des engrais est en outre mise en évidence par les chiffres obtenus sur ces trois lots pris séparément. La culture avec la feuilligène n'avait donné en 1893 que deux fascies sur cinquante; le semis des graines de la plus développée de ces fascies donna seize fascies sur quarante-neuf, soit 32 %. La culture avec la fleurigène et les cornes de bœuf broyées avait donné cinq et quatre fascies sur les deux lots de cinquante individus, le semis des deux meilleurs porte-graines de ces deux lots donna vingt-trois fascies sur trente-deux et trente-quatre sur cinquante-trois, soit 70 % et 64 % d'individus fasciés.

La largeur maxima des fascies n'a pas été augmentée considérablement. Elle était de 1 à 1,5 cm. en 1893 et ne dépassait cette valeur en 1894 que sur trois tiges, qui atteignirent 1,7 et 2,1 cm.

L'année suivante la sixième génération a présenté le même nombre d'individus fasciés. J'avais deux lots de 136 et de 63 tiges, cultivées de la même manière que dans les années précédentes. Ils donnaient 75 % et 61 % de fascies d'une largeur de 1–2,5 cm.

Toute cette série de cultures a donc eu pour résultat de nous donner *une race annuelle et dont les 2/3 des individus donnaient des tiges aplaties et élargies.* Il existe toujours des individus normaux à tige cylindrique, malgré la sélection continue et l'isolement bien soigné des porte-graines de chaque année.

De même on retrouve à chaque culture des individus bisannuels quoiqu'ils soient exclus totalement de la propagation de la race.

En cinq années la richesse en fascies s'est accrue d'environ 4 % à environ 60, 70 % *et ce résultat a été obtenu presque entièrement dans la génération qui a suivi celle qui avait été pour la première fois richement formée.*

C'est donc à la fumure des porte-graines qu'on doit attribuer ce succès. Ayant une fois remarqué l'effet considérable des engrais j'ai fait intervenir ces amendements pour toutes les générations suivantes.

Aster Tripolium fasciatus. Culture bisannuelle. — Dans la culture annuelle les fascies ne sont ni bien larges, ni bien longues. Les tiges fasciées ont 1–2 mètres de longueur, mais elles débutent toutes à leur base par la forme cylindrique. L'aplatissement commence souvent à mi-hauteur, souvent seulement plus ou moins près du sommet. La largeur de la partie aplatie a atteint, dans mes cultures, tout au plus 2–2,5 cm. Quelques tiges se fendent, après s'être aplaties, d'autres portent des capitules élargies dans le sens de la fascie.

Pour avoir des fascies plus larges ou des tiges fasciées dès leur base, il faut avoir recours à la culture bisannuelle. Et pour forcer les tiges à se développer seulement la deuxième année le mieux est de faire ses semis très tardivement. J'ai fait une expérience dans ce sens en 1894 et 1895. J'ai pris des graines de la race annuelle, pour être sûr d'une fixation héréditaire suffisante de l'anomalie en question. J'ai choisi comme porte-graine un pied de l'expérience décrite plus haut et relative à l'influence des engrais, il se trouvait dans le lot à cornes de bœuf broyées. Les graines ont été semées en terrine le 24 juillet 1894. A la fin du mois suivant j'ai planté les plantes les plus fortes dans de petits godets, j'en ai perdu quelques-unes pendant l'hiver et j'avais un lot de 36 individus sur deux mètres carrés au commencement du printemps de 1895.

Les premières fascies se sont montrées dans le cours du mois de mai, une d'elles avait déjà à cette période une crête de 3 cm. En août j'avais 19 plantes à tige principale fasciée et 16 sans fascies, c'est-

à-dire 19 sur 35 ou 54 %. En outre, plusieurs plantes du premier groupe avaient produit des fascies latérales à l'aisselle de leurs feuilles radicales, phénomène qui a toujours été excessivement rare dans la race annuelle.

Les fascies les plus larges avaient 4–6 cm. de largeur, presque le double des fascies des tiges annuelles. Pour mieux comparer la largeur dans les deux sortes de culture je donnerai les chiffres en groupant les fascies d'après leur largeur maxima et en groupes différant entre eux de ½ cm.

Largeur maxima en cm.		0,5	1	1,5	2	2,5	3	4	5	6	Sommes
Nombre des fascies bisannuelles[1]		0	2	3	3	4	4	1	1	1	19
Nombre des fascies porte-graines annuelles en 1894		2	10	5	2	–	–	–	–	–	19
Nombre de toutes les fascies annuelles en 1895	A:	39	28	27	9	–	–	–	–	–	103
	B:	21	17	13	0	–	–	–	–	–	51

Les fascies annuelles de 1894 et de 1895 sont celles qui ont été mentionnées dans le chapitre précédent; pour 1894 je n'ai donné que les fascies les plus larges, choisies comme porte-graines.

Il est inutile d'insister sur le résultat de ce tableau; l'heureuse influence de la culture bisannuelle ne saurait être démontrée d'une manière plus évidente.

Il n'est pas absolument indispensable de semer en été pour avoir une culture bisannuelle. Mais la proportion entre les individus qui produisent des tiges et ceux qui restent à l'état de rosettes dépend des conditions atmosphériques. La culture de mars 1894 m'ayant donné, comme je l'ai déjà dit, 160 plantes qui restaient à l'état de rosettes pendant toute cette année, j'en ai conservé une centaine jusqu'en 1895. Vers la fin du mois d'avril 26 % d'entre elles avaient de belles crêtes au centre de leurs rosettes élargies. Il y en avait de 1–2 cm. et plus de largeur. J'aurais pu obtenir à l'aide de ces échantillons des tiges fasciées dès leur base, mais ayant constaté le fait que je tenais à démontrer je n'ai pas poussé plus loin l'expérience.

Oenothera Lamarckiana. Fascies annuelles. — J'ai cultivé cette espèce dans mon jardin d'expériences depuis une dizaine d'années

1) En ajoutant à cette série de chiffres le nombre 16 des individus non fasciés de cette culture et en dressant la courbe qui correspond à la série ainsi complétée on a *une courbe à deux sommets*. L'un, à zéro, très haut, est le sommet des individus normaux, l'autre à 2,5 cm. est celui des fascies. C'est donc la même forme que celle que j'ai décrite et dessinée pour la race fasciée des *Crepis biennis*. Voir «*Sur les Courbes galtoniennes des monstruosités*», *Opera V*, p. 570.

et j'en possède maintenant une bonne série de variétés, qui se sont produites successivement dans ma culture. L'espèce est facultativement annuelle; je cultive une race et plusieurs formes bisannuelles, mais la plupart de mes variétés sont cultivées en générations annuelles. Je n'ai pas fait de cultures directes sur les fascies, mais celles-ci se sont montrées très régulièrement et souvent en bon nombre.

Elles se trouvent, dans les cultures annuelles, principalement sous deux formes, la division de la rosette et l'élargissement du sommet de l'épi floral.

Si la rosette se fend, elle produit deux tiges, qui sont presque aussi hautes et aussi vigoureuses l'une que l'autre. J'ai trouvé des jeunes plantes où la division s'était manifestée dès les cotylédons; entre ces deux organes on trouvait deux petites rosettes de feuilles parfaitement séparées[1]). D'autres fois la division se produit plus tardivement. J'ai noté ces cas pour la première fois en 1894 et depuis sur environ une dizaine de plantes, dans des cultures de plusieurs milliers de rosettes; elles se trouvaient aussi bien dans la forme typique de l'*Oe. Lamarckiana* que dans les différentes variétés (*Oe. Lam. lata* et *Oe. Lam. nana*).

Les fascies du sommet de l'épi floral sont aussi communes que sont rares ces fascies printanières. Elles se montrent vers l'hiver, quand les plantes ont environ deux mètres de hauteur. Très rares en août, elles deviennent plus nombreuses en septembre et presque communes en octobre. Je les ai remarquées à toutes les années de ma culture et sur presque toutes mes variétés. Mais il faut prendre le soin de couper le sommet de l'épi des porte-graines au commencement de la floraison, pour n'avoir à féconder artificiellement qu'un nombre limité de fleurs; il faut en outre réduire autant que possible le nombre des autres individus, aussitôt la sélection faite. Je n'ai dans ces conditions observé que peu de pieds en fleurs en septembre et octobre alors qu'on en observe des centaines en juillet et en août. Toutefois je n'aurais eu aucune peine à cueillir des centaines de sommets fasciés. Je cite comme exemple une culture de la variété *Oe. Lam. brevistylis* de 1898.

Vers la fin du mois d'octobre de cette année j'avais trois lots de cette forme, de diverses origines; ils portaient environ 500 individus en fleurs. Comme j'avais cueilli de temps en temps les fascies les

1) Cette division a donc évidemment débuté avant la maturité de la graine.

plus belles, soit pour les offrir à des visiteurs, soit dans d'autres buts, il n'était pas possible de compter la totalité de ces anomalies. J'ai choisi deux groupes l'un de 74, l'autre de 49 individus; ils contenaient 54 et 20 fascies terminales, c'est-à-dire 73 % et 40 % ou ensemble environ 60 %. Ces fascies étaient pour la plupart larges et courtes, atteignant souvent une largeur de 3 centimètres et seulement un peu plus longues. Plusieurs étaient une ou deux fois fendues, les autres avaient encore intacte leur crête de végétation.

Oenothera Lamarckiana. Fascies bisannuelles. — Pour avoir de grandes et larges fascies, on doit, ici comme pour l'*Aster Tripolium*, choisir les individus bisannuels. Leurs tiges sont souvent aplaties dès leur base, souvent dès le milieu, et atteignent assez souvent plusieurs centimètres de largeur, sur une épaisseur d'environ un centimètre. Elles ne sont pas moins belles que celles de l'*Oenothera biennis* qu'on rencontre souvent à l'état sauvage.

Dans mes cultures ces cas ont été rares, vu la prépondérance des semis annuels. Toutefois, j'en ai eu dès 1889 et dans les individus des différentes variétés.

Picris hieracioides. Culture annuelle. — Godron paraît être le seul qui ait semé les graines des fascies trouvées spontanément. L'opinion générale était alors que les fascies, comme toutes les monstruosités, étaient des accidents, dus à l'influence directe des agents extérieurs, et cette opinion n'était pas faite pour exciter les botanistes à faire des expériences de cette sorte. On connaissait bien la race héréditaire des Crêtes-de-coq, mais on la considérait plutôt comme une exception que comme un exemple d'une règle générale. Sa reproduction était considérée comme «un des rares exemples d'une monstruosité de ce genre fixé et se reproduisant fidèlement par la voie du semis»[1]).

Godron avait choisi pour ses semis les graines d'une fascie de *Picris hieracioides*, et «les pieds que j'ai obtenus, dit-il, n'ont pas reproduit la monstruosité»[2]). Il en conclut, à la fin de son célèbre mémoire: «*Les fascies sont rarement héréditaires et jamais d'une manière absolue*»[3]). Il ne dit pas s'il a fait encore d'autres semis de ce genre et je n'ai pas réussi à en trouver dans la littérature tératologique.

---

1) Vilmorin-Andrieux: Les fleurs de pleine terre, p. 237.

2) Godron, Mélanges de tératologie végétale (Mémoires de la Soc. nat. d. Sc. naturelles à Cherbourg, 1871—72, t. XVI, p. 97).

3) Godron, l. c., p. 112.

Franck dit: «Les fascies sont héréditaires chez plusieurs plantes et se reproduisent par le semis, comme on le sait généralement pour la Celosie Crête-de-coq (*Celosia cristata*). Mais Godron a démontré expérimentalement que d'autres fascies ordinaires ne sont pas héréditaires»[1]).

Pour démontrer que les fascies ne sont pas héréditaires accidentellement, mais qu'elles le sont toujours, il était donc important, outre la production d'un nombre suffisant de races fasciées ou de fascies accidentelles se produisant par le semis[2]), de reprendre l'expérience de Godron et de rechercher si les fascies de *Picris* pourraient être reproduites par le semis. Mais on devait s'attendre à ce que le résultat de Godron se justifierait au premier abord et ne se corrigerait que par des soins beaucoup plus grands que les siens.

C'est ce que mes cultures ont confirmé: ce n'est que par les soins les plus minutieux qu'on peut être sûr d'avoir de belles fascies de cette plante, en parlant de graines d'un individu à tige aplatie. J'ai fait deux séries d'expériences, l'une de 1888 à 1894 avec peu de soins et en tachant de cultiver la plante sous forme annuelle, l'autre avec autant de soins que possible et en sélectionnant les individus, qui restaient à l'état de rosettes dans la première année de leur vie[3]).

Je commence par la série annuelle, en remarquant que la plante-mère pour les deux séries a été la même.

Celle-ci a été trouvée spontanément aux environs de La Haye vers la fin de l'été 1887. C'était une tige largement aplatie de la base vers le sommet et portant des graines mûres. Outre ces graines j'ai récolté les racines et je les ai transplantées dans mon jardin d'expériences. Les graines ont été semées en 1888, mais ne donnaient qu'un petit nombre de plantes dont plusieurs ont produit des tiges en 1888 et en 1889. Quoique richement ramifiés, ces individus n'ont pas reproduit la fasciation. L'expérience de Godron se trouvait donc complètement confirmée et je n'ai pas poursuivi la culture dans cette voie.

Les racines ont produit des bourgeons adventifs, dont j'ai eu un groupe de plantes très vigoureuses, qui ont fleuri richement en 1888 et en 1889. Elles ne montraient point de fascies. C'est de leurs

1) Franck: Lehrbuch der Pflanzenkrankheiten, 1880, p. 134.
2) Sur l'hérédité de la fasciation, *Opera V,* p. 442.
3) Une mention très courte en a été faite dans «Monstruosités héréditaires offertes en échange aux jardins botaniques», *Opera VI,* p. 27.

graines que je suis parti pour mes deux expériences, en employant celles de 1888 pour la série annuelle et celles de 1889 pour la série bisannuelle.

Seulement les semis de 1888 n'ont pas produit de graines dans cette année et j'ai donc dû commencer la série annuelle par une génération bisannuelle.

En considérant la plante-mère fasciée comme la première génération, le semis de 1889–90 correspondait à la seconde. La troisième en 1891 a été annuelle et de même j'ai eu en 1892 et 1893 les quatrième et cinquième générations.

Toutes ces cultures ont été semées en place au printemps; *elles n'ont pas donné de fasciations.* J'ai choisi chaque fois pour porte-graines les plantes les plus précoces et les plus vigoureuses et je suis parvenu à augmenter le nombre des individus annuels, sans jamais pouvoir supprimer les individus bisannuels. Au commencement, il n'y avait que de 5 à 13 % de plantes à tiges, ce nombre s'est accru jusqu'à 25–40 %, en partie comme résultat de cette sélection, en partie parce que j'avais donné aux dernières générations une forte fumure.

Ayant constaté que la culture annuelle n'était pas le moyen pour parvenir à une démonstration de l'hérédité des fascies, je n'ai plus répété ces semis. Mais j'ai conservé en 1894 quelques individus de la cinquième génération (1895), je leur ai donné une bonne fumure et un bon traitement, et parmi les centaines de rameaux qu'ils ont produits, j'ai eu le plaisir d'en trouver deux qui étaient nettement élargis et aplatis. C'étaient deux petits rameaux accessoires, placés chacun à l'aisselle d'une feuille de la tige principale, entre celle-ci et son rameau axillaire principal.

La fasciation s'est donc reproduite en sautant trois générations successives, mais avec une intensité réduite au plus haut degré.

Picris hieracioides. Culture bisannuelle. — Les graines de la plante-mère, récoltées comme je l'ai dit en 1889 sur les tiges provenant des bourgeons adventifs des racines, ont été le point de départ de cette nouvelle série de cultures. Ces cultures n'ont pas été faites en semant en pleine terre, mais en semant en terrine, en piquant les jeunes plantes isolément dans des godets et en les tenant sous châssis jusque vers le mois de juin. C'était la même méthode que celle adoptée pour l'*Aster Tripolium*, c'est le principe que j'ai adopté, après beaucoup de tâtonnements, pour mes cultures de monstruosités et de variétés en général, aussi bien pour celles des espèces indigènes que pour celles des plantes ornementales.

Les graines susdites ont été semées de cette manière en mars 1894[1]). C'était donc la seconde génération.

Elles donnaient une culture de 99 plantes sur 5 mètres carrés. Vers la fin de juillet 82 de ces individus avaient produit des tiges, les autres étaient restés bisannuels. Parmi ces tiges il y en avait une qui s'élargissait vers le sommet et portait un capitule terminal aplati, à réceptacle deux fois plus long que large. En août trois autres plantes ont donné des rameaux latéraux fasciés, mais tous de petite largeur.

Le semis en terrine, en allongeant la vie de la plante avant l'apparition de la tige et en rendant les jeunes plantes de beaucoup plus fortes à cette période, a donc eu pour résultat un pourcentage d'environ 4 individus annuels fasciés. La possibilité de la fasciation annuelle est donc démontrée, de même que le fait principal de l'hérédité de cette anomalie. Mais les fascies annuelles étaient bien chétives en comparaison de la tige largement aplatie de la plante-mère de cette race.

Je n'ai pas conservé ces individus à tige, mais j'ai transplanté les autres vers la fin de l'hiver. Vers le milieu du mois d'avril 1895 je trouvai sur une des plantes les plus robustes, à rosette bien ramifiée, deux rosettes latérales, dont le centre était élargi en une crête d'environ 1 centimètre carré de longueur, et dans les jours suivants deux autres rosettes de cette plante se sont aplaties de la même manière. Plus tard, deux autres individus ont produit des tiges aplaties, soit en tout 3 sur 15 ou environ 20 %. Le nombre de toutes les rosettes de cette culture, tant centrales que latérales, était presque de 200.

Trois de ces six fascies avaient une largeur de 2–3 cm. de leur base jusqu'à leur sommet, deux autres de 5 et de 7 cm., sur une longueur totale de ½ et 1 mètre, tandis que la sixième tige était cylindrique sur la plus grande partie et n'était aplatie que sur les 20 cm. au-dessous du capitule terminal, à réceptacle deux fois aussi long que large. C'étaient donc de très belles fascies, ne le cédant en rien à celles de la plante-mère.

J'ai isolé ces fascies avant la floraison et j'en ai eu une récolte très suffisante de graines.

---

1) Ces graines avaient donc été conservées pendant quatre ans et demi. Elles n'avaient pas sensiblement perdu de leur vitalité mais la conservation avait été faite bien à sec, dans les flacons à chaux. C'est une précaution, qu'il ne faut jamais négliger.

De ces graines j'ai semé de la même manière en avril 1897 et j'ai eu deux lots d'environ deux mètres carrés chacun, portant ensemble 80 plantes. Quelques-unes ont produit des tiges, la plupart sont restées à l'état de rosettes. Au mois d'avril 1898 je comptais 13 individus à rosettes aplaties sur un nombre total de 65, soit 20 %. Plusieurs d'entre elles avaient plus d'une fascie, la plante la plus vigoureuse en avait un grand nombre et fut divisée en six parties, dont chacune avait une ou deux rosettes élargies.

J'ai transplanté ces individus héritiers dans un terrain nouvellement préparé et ils ont donné un grand nombre de tiges plus ou moins aplaties. Le urlargeur était en moyenne de 4 centimètres et elles étaient presque toutes aplaties de la base jusqu'au sommet. Elles ont donné une récolte considérable de graines.

Ma race bisannuelle a donc eu deux générations successives assez riches en fascies, car elles ont présenté toutes les deux 20 % d'individus fasciés. Les fascies étaient aussi belles que les mieux développées qu'on puisse trouver spontanément et souvent il y en avait plusieurs sur la même plante.

La thèse de Godron se résout donc de cette manière que la reproduction héréditaire des fascies exige des soins tout particuliers, mais réussit par ces soins aussi bien pour le *Picris* que pour toute autre fascie rencontrée accidentellement.

Pour avoir des rosettes qui s'élargissent plus tôt il suffit de semer plus tôt ou d'accélérer plus fortement la croissance initiale. J'ai semé une partie de mes graines de 1894 le 26 février 1895 et j'en ai eu des rosettes fasciées dès le 20 juillet, tandis qu'au mois d'août deux autres plantes en ont encore produit. En tout 4 rosettes fasciées sur 15 plantes, soit environ la même quantité que dans les autres cultures.

En comparant les fascies provenant de rosettes fasciées avec celles des rosettes non fasciées ou avec les fascies annuelles, on constate un fait bien remarquable mais dont la cause n'a pas encore été étudiée, du moins que je sache. Les fascies ordinaires commencent par une base cylindrique et vont en s'aplatissant et en s'élargissant de plus en plus; leur largeur augmente toujours. Les tiges produites par les rosettes fasciées au contraire ont dès leur première apparition une largeur considérable, souvent de plusieurs centimètres. Mais elles ne l'augmentent plus. Elles s'élèvent en conservant leur largeur initiale. On pourrait les nommer des fascies conservatrices, en opposition aux fascies progressives de l'autre groupe. Elles ne sont même pas complètement conservatrices, car trop

souvent elles perdent de leur largeur en se fendant et elles semblent ne pas pouvoir regagner même ce qu'elles ont perdu de cette manière.

Les fascies de *Crepis biennis fasciata* donnent des exemples encore plus beaux et plus fréquents de cette règle que les espèces décrites dans ce mémoire.

Conclusion.

1. — Les races fasciées des espèces facultativement annuelles et bisannuelles peuvent produire leurs fascies dans chacune de ces deux formes.

2. — Les fascies annuelles sont souvent plus rares, toujours moins parfaitement développées que les fascies produites la seconde année par des rosettes fasciées. Les premières ne commencent souvent à se montrer que vers la fin de l'été.

3. — La richesse en fasciations dépend, outre du degré d'hérédité acquise par la race, du semis et de la culture.

4. — Un semis qui donne aux jeunes plantes toute la vigueur possible avant la période où les tiges commencent à se développer augmente la richesse en fascies annuelles d'une manière incontestable. Une forte fumure et une bonne exposition, mais surtout une bonne distance entre les individus voisins y contribue encore beaucoup.

5. — Pour avoir des tiges élargies dès leur base, il faut avoir des rosettes fasciées et pour cette raison une culture bisannuelle. On peut semer et fumer de la même manière que pour la culture annuelle, du moins si la race est assez riche en individus bisannuels. Autrement cette méthode pourrait, dans des circonstances favorables, ne donner que des pieds annuels.

6. — Les cultures des monstruosités exigent, pour être bien riches et bien belles, plus de soins que la culture même des plantes ornementales. J'ai commencé presque toutes mes races par une culture aussi facile que possible et en tâchant d'avoir chaque année une nouvelle génération, mais j'ai toujours été conduit à les soigner de plus en plus et à préférer la culture bisannuelle. Et ce n'est qu'en multipliant les soins que je suis parvenu à produire des fascies qui peuvent rivaliser avec les meilleurs spécimens trouvés spontanément.

(Revue générale de Botanique, Tome XI [1899], page 136.)

UEBER CURVENSELECTION BEI CHRYSANTHEMUM SEGETUM.

Mit Tafel I.

Schon früher habe ich die Aufmerksamkeit der Botaniker auf die anthropologischen und zoologischen Arbeiten von Quetelet und Galton gelenkt[1]). Ihre statistischen Methoden waren bis dahin in der Botanik unberücksichtigt geblieben, obgleich auch hier ein weites Feld für ihre Anwendung offen lag. Seitdem ist eine bedeutende Reihe von Abhandlungen auf diesem neuen Gebiete erschienen, welche namentlich in den bahnbrechenden Arbeiten Ludwig's übersichtlich und vollständig zusammengestellt sind[2]).

Diese Arbeiten bevorzugen die morphologisch-statistische Richtung. Daneben eröffnet sich aber eine Anzahl von Fragen, deren Beantwortung nur auf experimentellem Wege möglich ist. Die Cultur unter günstigen Bedingungen und die Selection haben hier einzugreifen. Durch diese Verfahren lassen sich zusammengesetzte Curven in ihre einzelnen Bestandtheile zerlegen[3]), halbe Curven lassen sich umkehren[4]) oder zur Abspaltung einer neuen Rasse mit symmetrischer Curve verwenden[5]) u. s. w.

Es lassen sich aber auch an mehrgipfeligen Curven n e u e, b i s d a h i n n i c h t a u f g e f u n d e n e Gipfel hervorrufen, wie ich in diesem Aufsatze zu zeigen hoffe. Und auch diese neuen Gipfel können durch weitere Cultur und Selection isolirt werden.

---

1) Ueber halbe Galtoncurven als Zeichen discontinuirlicher Variation, *Opera V,* S. 494.

2) Die früheren Arbeiten über diesen Gegenstand finden sich aufgeführt in Ludwig, „Ueber Variationscurven und Variationsflächen der Pflanzen“, Botan. Centralbl., Bd. LXIV, 1895. Die späteren namentlich in Ludwig's „Beiträgen zur Phytarithmetik“, ibid. Bd. LXXI, 1897, „Ueber Variationscurven“, ibid. Bd. LXXV, 1898, und „Die pflanzlichen Variationscurven und die Gauss'sche Wahrscheinlichkeitscurve“, ibid. Bd. LXXIII, 1898.

3) Eine zweigipfelige Variationscurve, *Opera V,* S. 558.

4) z. B. bei *Trifolium pratense quinquefolium,* vergl. „Over het omkeeren van halve Galtoncurven“, *Opera VI,* S. 52.

5) *Opera V,* S. 494.

Meine Versuche beziehen sich auf *Chrysanthemum segetum*, und zwar auf die Zahl der Strahlenblüthen im Köpfchen. Sie haben zu den folgenden Ergebnissen geleitet: Während im wildwachsenden Zustande diese Art eine eingipfelige Curve zeigt, deren Höhepunkt auf 13 Strahlenblüthen liegt, befindet sich in der Cultur eine Mischrasse mit zweigipfeliger Curve, deren Gipfel auf 13 und 21 Zungenblüthen fallen. Aus diesen lassen sich zwei Rassen, mit den Gipfeln auf 13 bezw. auf 21, isoliren. Es lassen sich fernerhin auch weitere Gipfel erreichen, von denen auch die leiseste Andeutung im wildwachsenden Zustande und in der Cultur bisher fehlte. Solcher Gipfel habe ich bis jetzt zwei erhalten, welche den Strahlenblüthenzahlen 26 und 34 entsprechen, nebst einer Andeutung eines weiteren Gipfels (vermuthlich auf 55).

Auch diese neuen Gipfel folgen den bekannten Gesetzen Ludwigs[1]), d. h. sie liegen auf den Haupt- und Nebenzahlen der Braun-Schimper'schen Reihe[2]).

Die Erreichung meiner Ergebnisse in einer verhältnissmässig kurzen Reihe von Jahren verdanke ich vorwiegend der Anwendung einer doppelten, bisweilen sogar dreifachen Selectionsmethode. Ihr Princip ist das folgende. Auf jedem Beet werden nur die Samen einer einzigen, möglichst rein befruchteten Mutterpflanze ausgestreut. Bei der ersten Selection, im Anfang der Blüthe, wird jede Pflanze nach der Anzahl der Zungenblüthen im Endköpfchen ihres Hauptstammes beurtheilt. Die so erhaltenen Zahlen geben die Individuencurve (individuelle Curve) für das Beet. Dann werden alle Pflanzen bis auf etwa die 10—20—30 besten ausgerodet. Im August oder September wird nun für jedes Individuum die Zahl der Zungenblüthen auf allen blühenden Köpfchen ermittelt; die so für jede einzelne Pflanze erhaltene Zahlenreihe giebt ihre Partialcurve. Nur die Pflanzen mit den besten Partialcurven werden als Samenträger ausgewählt. Und unter diesen wähle ich wiederum im nächsten Jahre die allerbeste aus, indem die Individuencurven für die Nachkommenschaft der zwei bis vier besten Samenträger in der oben

---

1) F. Ludwig, Botanische Mittheilungen, Die constanten Strahlencurven der Compositen und ihre Maxima. Schriften der Naturf. Gesellsch. zu Danzig, N. F., Bd. VII, Heft 3, 1890. — Vergl. auch meinen citirten Aufsatz auf S. 561 (*Opera V*).

2) In dieser Reihe ist jede Zahl gleich der Summe der beiden vorangehenden. z. B. $5 + 8 = 13$, $8 + 13 = 21$, $13 + 21 = 34$. Die Nebenzahlen sind gleich den Summen von drei oder mehreren Zahlen, z. B. $5 + 8 + 13 = 26$.

angegebenen Weise isolirt ermittelt und unter einander verglichen werden.

Diese Methode bezeichne ich mit dem Namen der **Curvenselection.**

I. Die eingipfelige Curve des wildwachsenden Chrysanthemum segetum.

Die Pflanze wächst in unserer Gegend nicht. Prof. Ludwig hatte die Freundlichkeit, für mich in Thüringen eine Zählung vorzunehmen und fand auf tausend Köpfchen die folgenden Zahlen:

Z.-B.[1]	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
K.	1	6	3	25	46	141	**529**	129	47	30	15	12	8	6	2

Hier ist nur ein Hauptgipfel bei 13 vorhanden, secundäre Maxima fehlen[2]).

Mein früherer Assistent, Herr Lehrer Dr. H. W. Heinsius, hat für mich in demselben Jahre die Strahlenblüthen in den Köpfchen dieser Pflanze unweit Vucht und unweit Hintham in der niederländischen Provinz Noord-Brabant gezählt. Er fand:

Z.-B.		6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
K.	Vucht	0	1	13	5	3	8	18	**78**	37	22	11	17	2	3	3	0
	Hinth.	1	0	9	9	8	15	14	**33**	9	4	1	0	1	0	0	0

Im Ganzen 221 und 104 Einzelzählungen. Also auch hier dieselben Curven wie in Thüringen.

Eine kleine Erhebung auf der Zahl 8 scheint in diesen drei Curven vorzuliegen. Es ist dies deshalb wichtig, weil 8 die in der Hauptreihe (1, 2, 3, 5, 8, 13 u. s. w.) der 13 vorangehende Zahl ist.

Hauptsache ist aber, dass an diesen zwei so weit von einander entfernten Standorten (Thüringen und Niederlande) keine höheren Gipfel wie derjenige auf 13 vorkommen.

II. Die zweigipfelige Curve des cultivirten Chrysanthemum segetum.

Schon im Jahre 1895 habe ich in meinem Aufsatz über eine zweigipfelige Variationscurve (*Opera V*, S. 558) eine solche Curve beschrieben und abgebildet. Sie bildete damals den ersten Fall einer

---

1) In diesen und den folgenden Zahlenreihen bedeutet die obere Reihe (Z.-B.) die Anzahl der Zungenblüthen pro Köpfchen, für die untere resp. die unteren bedeutet K. die Anzahl der untersuchten Köpfchen und Ind. die Anzahl der untersuchten Individuen, wenn von jeder Pflanze nur ein Köpfchen, und zwar das am Ende des Hauptstammes (der primären Achse) befindliche berücksichtigt wurde. Die Zahlenreihen K. nenne ich **Partialcurven**, die Ind. bezeichneten aber **individuelle Curven.**

2) Mitgetheilt in Ludwig, Ueber Variationscurven und Variationsflächen. Bot. Centralblatt, Bd. LXIV, 1895, S. 5.

pflanzlichen Combinationscurve[1]). Sie bezog sich auf eine Cultur von 1892 im Versuchsgarten des botanischen Gartens in Amsterdam, welche aus einem Gemenge von Samen aus fast 20 anderen botanischen Gärten hervorgegangen war. Während der Blüthe wurde die Curve für die einzelnen Individuen bestimmt, indem von jeder Pflanze nur das am Gipfel des Hauptstammes, also der primären Achse, befindliche Köpfchen berücksichtigt wurde. Die Curve war somit eine **individuelle,** jedes Individuum war durch eine einzige Zahl vertreten. Sie hatte für die 97 blühenden Pflanzen die folgende Form:

Z.-B.:	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Ind.:	1	**14**	13	4	6	9	7	10	12	**20**	1

Sie zeigte somit zwei deutliche Gipfel auf den Zahlen 13 und 21 der Braun-Schimper'schen Hauptreihe. Auffallend ist das sehr steile Herabfallen links von 13 und rechts von 21. Es deutet dieses darauf hin, dass nicht ein einfaches Gemenge von Samen zweier getrennten Rassen vorgelegen hat, da sonst wenigstens die Ordinaten 6—11 der wildwachsenden Form wohl nicht gefehlt hätten.

Theils um hierüber Sicherheit zu gewinnen, theils als Anfang der in diesem Aufsatz zu behandelnden neuen Rassen, habe ich 1895 diesen Versuch wiederholt, dabei aber die Samenproben der einzelnen botanischen Gärten getrennt ausgesäet. Es waren wiederum Proben aus nahezu 20 Gärten. Ich hatte im Juli 589 blühende Exemplare und zählte die Zungenblüthen auf dem Endköpfchen der primären Achse jedes Individuums. Ich fand:

Z.-B.:	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
Ind.:	7	3	3	5	14	**153**	77	60	55	31	33	39	41	**56**	10	1	0	0	1

Die aus diesen Zahlen construirte Curve ist auf Tafel I in Fig. 1 dargestellt. Sie ist deutlich zweigipfelig und fällt auf der Aussenseite beider Gipfel wiederum äusserst steil herab. Sie hat nicht genau dieselbe Form wie in 1892 (*Opera V*, S. 564), was auch nicht zu erwarten war, da das Samengemenge in beiden Jahren wohl nicht dieselbe Zusammensetzung haben konnte.

Da die Samenproben der einzelnen Gärten getrennt gesäet waren, konnte bei den Zählungen die Herkunft berücksichtigt werden. Es ergab sich, dass aus keinem Garten eine reine Rasse erhalten war, weder eine solche mit auf 13 gipfelnder, noch mit auf 21 gipfelnder

1) Vergleiche auch Ludwig im Bot. Centralbl. 1895, S. 22 des Separatabdruckes „Ueber Variationscurven und Variationsflächen". Einen zweiten Fall einer zweigipfeligen Curve lieferte mir die Cultur der fasciirten *Crepis biennis;* vergl.: Sur les courbes galtoniennes des monstruosités, *Opera V,* S. 570.

Curve. Beide Formen kamen überall durch einander und zwar in der verschiedensten Mischung vor. Es werden somit in den botanischen Gärten nicht zwei getrennte Rassen, sondern es wird eine Mischrasse cultivirt.

In demselben Jahre habe ich auch eine Probe von Samen aus dem Handel gesäet. Sie war unter dem Namen *Chrysanthemum segetum grandiflorum* aus der bekannten Gärtnerei der Herren Haage und Schmidt in Erfurt bezogen. Ich hatte im Juli 282 blühende Pflanzen und zählte für jede die Strahlenblüthen im Endköpfchen:

Z.-B.:	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
Ind.:	1	0	0	1	1	27	27	24	31	30	21	29	24	**58**	7	0	1

Also wiederum eine zweigipfelige Curve, aber mit weniger scharf ausgeprägten Gipfeln. Der einundzwanziger Gipfel überwog hier, wie er es auch in meiner Cultur von 1892 gethan hatte.

Aus obigen Zahlenreihen folgere ich, dass im Handel und in den botanischen Gärten eine Mischrasse vorkommt mit zweigipfeliger Strahlencurve[1]). Ausser ihren beiden Hauptgipfeln zeigt sie mehr oder weniger deutlich eine Bevorzugung der Individuen mit 16 Strahlen im Endköpfchen ($16 = 8 + 5 + 3$, also eine der Nebenzahlen), wie in unserer Fig. 1 und auch in den oben gegebenen Zahlen des *Chrysanthemum segetum grandiflorum* erkenntlich ist. Dagegen fehlen die Gipfel bei 26 und 34, welche später in meiner Cultur aus dieser Mischrasse hervorgegangen sind, in ihr selbst noch durchaus. Diese Gipfel sind also bis jetzt weder in der wildwachsenden, noch in der cultivirten Form aufgefunden worden.

III. Isolirung der 13strahligen Rasse, 1892—1894.

Aus meiner Cultur der Mischrasse im Jahre 1892 habe ich zunächst die 13 strahlige Rasse isolirt, wie ich bereits auf S. 558 u. f. Opera V beschrieben habe. Am Anfang der Blüthe rodete ich sämmtliche Pflanzen mit mehr als 13 Strahlen im Endköpfchen aus und behielt nur etwa ein Dutzend mit 12—13 Strahlen. Als diese Pflanzen kurze Zeit nachher reichlich blühten, bestimmte ich die Partialcurve für ihre sämmtlichen Köpfchen. Weitaus die meisten hatten 13 Strahlen, die übrigen ergaben folgende Reihe:

Z.-B.:	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
K.:	–	49	18	17	7	5	1	3	1	0

Also eine sehr einseitig ausgebildete Curve. Diese ist in Fig. 2A dargestellt.

---

1) Dass die Mischrasse nicht ein mechanisches Gemenge zweier Rassen ist, werde ich am Schlusse des IV. Abschnittes, S. 128, zeigen.

Aus den Samen dieser auserlesenen Pflanzen ergab sich im nächsten Jahre sofort eine Rasse mit steiler, symmetrischer, eingipfeliger Curve, ganz der wildwachsenden Form entsprechend. Sie erhielt sich auch im dritten Jahre rein. Ihre individuellen Curven waren:

Z.-B.:	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Ind. 1893:	2	1	0	7	13	**94**	25	7	7	1	2	0	3	0
Ind. 1894:	0	1	3	8	31	**221**	50	8	5	4	3	1	2	1

Beide Curven haben dieselbe Form wie die der 21-er Rasse (Fig. 3), aber mit dem Gipfel auf 13.

Berechnet man für sie die Galton'schen Median- und Quartilwerthe, so findet man:

	Q,	M	Q,,
für 1893	0,4	13,1	0,6
für 1894	0,4	13,1	0,4

Die Curven für diese beiden Generationen sind einander somit nahezu völlig gleich. Die Rasse ist sofort nach dem Isoliren constant geworden.

IV. Isolirung der 21 strahligen Rasse.

1895—1897 (Tafel I, Fig. 2B und Fig. 3).

Aus der cultivirten Mischrasse könnte man versuchen, ausser der 13-er Rasse noch drei andere zu isoliren, mit den Gipfeln auf 8, 16 und 21 Zungenblüthen[1]). Ich habe dieses aber nur für die der Hauptreihe angehörige 21-er Rasse versucht.

Ich isolirte dazu aus der Cultur, welche im Jahre 1895 von den aus botanischen Gärten bezogenen Samen hervorgegangen war (Fig. 1), Mitte Juli die Individuen, welche 21 oder mehr Zungenblüthen im Endköpfchen hatten. Es waren 36 Exemplare. Als diese, nach dem Ausroden der übrigen, Ende August wiederum reichlich blühten, zählte ich auf jedem die Strahlen sämmtlicher Köpfchen und erhielt dadurch 36 Partialcurven. Von diesen hatten viele nur einen Gipfel auf 13, andere deren zwei auf 13 und 21, noch andere nur einen auf 21; diese letzteren wurden also als Samenträger ausgewählt, die übrigen aber ausgerodet.

Ich gebe zunächst die Summe der Zahlen für 22 Pflanzen, welche nur einen Gipfel auf 13—14 hatten:

Z.-B.:	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
K.:	3	54	58	51	28	19	19	12	2	2

1) Inzwischen hat Ludwig gezeigt, dass bei Umbelliferen die mehrgipfeligen Curven der Doldenstrahlen oft einfach dadurch in ihre Componenten zerlegt werden können, dass man die Individuen der einzelnen Fundorte getrennt berücksichtigt. Bot. Centralbl., Bd. LXIV, 1895, S. 14 ff.

Diese Pflanzen gehörten also, trotz ihres 21-strahligen Endköpfchens, offenbar nicht der 21-strahligen Rasse an.

Sodann gebe ich die Zahlen, auf dieselbe Weise bestimmt, für die sechs besten, als Stammpflanzen ausgewählten Samenträger:

Z.-B.:	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
K.:	0	1	3	5	4	6	11	21	**30**	**29**	1

Im Ganzen 111 Köpfchen. Gipfel auf 20—21. Die Curve ist abgebildet in Fig. 2B. Hätte man die Endköpfchen dieser sechs Pflanzen (5 mit 21, eins mit 26 Strahlen) mitgezählt, so wäre der Gipfel genau auf 21 gefallen.

Die Samen dieser sechs Pflanzen wurden getrennt geerntet und im nächsten Jahre (1896) ebenfalls getrennt ausgesäet. Da sie aber von Mitte Juli bis Ende August gleichzeitig mit den 30 übrigen ausgewählten, aber am Schluss als minderwerthig befundenen Pflanzen geblüht hatten und von diesen befruchtet sein konnten, war eine grosse Reinheit ihrer Samen noch nicht zu erwarten.

Im Jahre 1896 trat die Blüthe früher ein und konnte die Zählung bereits Anfang Juli stattfinden. Ich bestimmte für die Nachkommenschaft der sechs Stammpflanzen von 1895 die sechs individuellen Curven, indem ich wiederum von jedem Individuum nur die Zungenblüthen im Endköpfchen des Hauptstammes zählte. Ich fand:

Z.-B.:	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
Ind. A:	0	4	6	10	19	**30**	26	**43**	39	34	44	60	**105**	17	0	1
B:	0	1	0	3	9	15	15	22	30	33	36	64	**123**	15	5	0
C:	0	0	1	0	1	7	13	8	4	7	8	10	**61**	9	0	0
D:	0	0	1	1	9	6	8	13	6	11	21	28	**62**	3	0	0
E:	1	0	2	1	**24**	16	14	10	10	12	22	33	**122**	13	3	0
F:	0	1	1	0	17	**24**	8	18	**20**	13	19	19	66	4	0	0

Im Ganzen wurden somit 1490 Einzelpflanzen gezählt. Die Vergleichung dieser sechs Culturen liess nun einen Rückschluss auf die sechs Mutterpflanzen zu. Alle zeigen den Gipfel auf 21 viel stärker ausgeprägt als die Mischrasse (Fig. 1), aber nur in der Nachkommenschaft der Pflanze B ist dieser Gipfel der einzige. Die übrigen zeigen noch mehr oder weniger deutlich die Gipfel auf 13—14 und auf 15—16—17.

Die Nachkommen von B wurden somit zur Fortsetzung des Versuches ausgewählt; die übrigen aber verurtheilt. Die Pflanze B stammte von aus Groningen erhaltenem Samen; die Partialcurve ihrer Seitenköpfchen gipfelte 1895 am schärfsten auf 21, aber doch mit so geringem Unterschied von jenen der fünf Samenträger, dass ich nur darauf einen Ausschluss letzterer nicht gründen konnte.

Die Nachkommen von A, C, D und F wurden am 10. Juli 1896 ausgerodet. Von denen von E (aus Berner Samen) liess ich elf

Pflanzen nach dem Ausroden der übrigen noch bis zum 18. August stehen und zählte dann die Strahlenblüthen auf ihren Seitenköpfchen. Die Endköpfchen von 9 dieser Pflanzen hatten 21 Z.-B., diejenigen von den beiden anderen 22 Z.-B. gehabt. Die Pflanzen ergaben zusammen folgende Partialcurve:

Z.-B.:	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
K.:	4	13	**78**	70	40	26	11	12	5	4	4

Zusammen also 267 Köpfchen. Der Gipfel wiederum auf **13** trotz des höheren Merkmales der Endköpfchen.

Von den Nachkommen der ausgewählten Familie B wurden ebenfalls am 10. Juli alle Exemplare ausgerodet bis auf zwölf, welche sämmtlich 21 Strahlen im Endköpfchen hatten. Am 12. August wurde wiederum eine Zählung zum Zweck einer schärferen Auslese vorgenommen. Es ergab sich, dass drei Pflanzen einen Gipfel auf 13 hatten, sechs andere einen Hauptgipfel auf 16, während drei Individuen für die Fortsetzung der Cultur geeignet schienen. Ich gebe jetzt die Zahlen dieser Partialcurven:

Z.-B.:	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
K von Nr. 1–3:	1	0	3	**25**	11	2	2	0	0	0	2	0	0
K „ Nr. 4–9:	0	0	1	4	12	8	**16**	8	10	6	6	10	0
K „ Nr. 10:	0	0	0	1	1	4	3	2	2	0	3	3	0
K „ Nr. 11:	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	3	**14**	0
K „ Nr. 12:	0	0	0	0	1	1	2	2	2	3	0	3	4

Auf Grund dieser Zahlen wurden Nr. 10—12 ausgewählt und Nr. 1—9 gleichzeitig mit der Familie E am 18. August ausgerodet oder doch aller Blüthen und Knospen völlig beraubt.

Unter den drei Pflanzen Nr. 10, 11 und 12 fand nun noch eine weitere Wahl statt. Nr. 12 hatte vier Seitenköpfchen mit mehr als 21 Strahlen und stand in dieser Beziehung einzig da. Sie gab dadurch, und weil sie aus einer Cultur von nahezu 1500 Exemplaren ausgewählt war, Recht zu der Hoffnung, in ihrer Nachkommenschaft die gewünschten höheren Gipfel (26, 34 u. s. w.) auftreten zu sehen.

Nr. 10 und 11 waren nur ausgewählt, um zu versuchen, die 21-er Rasse rein darzustellen.

Auf Nr. 10—11 wurden dann sämmtliche blühende und verblühte Köpfchen ausgezeichnet, um im Herbst die Samen der nach dieser Isolirung blühenden Blüthen getrennt von den übrigen Samen ernten zu können. Denn die früheren Blüthen konnten unrein befruchtet sein und aus diesem Grunde mussten sie von der Fortsetzung des Versuches ausgeschlossen werden.

Die Reingewinnung der neuen Rasse gelang bereits im nächsten Jahre (1897) völlig (Fig. 3). Aus den Samen von Nr. 10 und 11 hatte ich zwei Beete, welche im Juli 1897 die folgenden individuellen

Curven (von jeder Pflanze also nur das Endköpfchen berücksichtigend) ergaben.

Z.-B.:	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	32
Ind. Nr. 10:	0	0	1	2	0	2	3	**41**	4	1	2	0	0	0	0	0
Ind. Nr. 11:	1	3	0	3	7	14	43	**142**	43	21	11	5	3	1	0	1

Die Curven sind also in beiden Familien eingipfelig und symmetrisch, die Rasse somit rein. Für Nr. 11 ist die Linie auf Taf. I in Fig. 3 graphisch dargestellt.

Nach der in der 13-er Rasse gemachten Erfahrung lässt sich also schliessen, dass auch die 21-er Rasse bei weiterer Fortsetzung rein bleiben würde.

Jetzt komme ich auf die Natur der cultivirten Mischrasse zurück. Ihre zweigipfelige Curve fällt in allen untersuchten Fällen ausserhalb der beiden Gipfel sehr steil herab (Fig. 1), und zwar viel steiler als einer Zusammensetzung aus den symmetrischen Curven der 13-er und 21-er Rassen entsprechen würde, auch wenn man für die auffallende Höhe der mittleren Ordinaten (14—20) die Anwesenheit einer 16-er Rasse zur Erklärung heranzieht. Mit anderen Worten: die extremen Individuen der Einzelrassen fehlen in der Mischrasse oder kommen doch in viel zu geringer Zahl vor.

Ich betrachte dieses als einen Beweis dafür, dass in der Mischrasse die einzelnen Typen durch fortwährende Kreuzungen derart vermischt sind, dass rassenreine Individuen darin nicht oder nur selten vorkommen. Auch gelang es mir nicht, solche rassenreinen Individuen in den Mischungen aufzufinden. Denn die möglichst sorgfältig ausgewählten Samenträger haben nicht symmetrische Partialcurven, wie die reinen Rassen, sondern stark asymmetrische, den Einfluss des anderen Typus nur zu deutlich verrathende (Fig. 2A und B), ja bisweilen selbst mehrgipfelige (z. B. S. 127, Nr. 4—9). Erst die Aussaat möglichst rein befruchteter Samen ergiebt die reinen Rassen (Fig. 3).

Kreuzung ist bei *Chrysanthemum segetum* die Regel. Vom Insectenbesuch abgeschlossene Blumen tragen keinen Samen. Weit von anderen entfernte, vereinzelte Individuen sind verhältnissmässig unfruchtbar. Und verschiedene Varietäten, gleichzeitig, aber in einer Entfernung von etwa 100 Meter von einander blühend, bleiben dennoch nicht rein, z. B. *C. segetum fistulosum.*

V. Gewinnung hochgradiger Rassen.

1896—1898 (Fig. 4—7).

Ausgangspunkt für diese Versuche bildete die Pflanze Nr. 12 aus der Cultur von 1896 (S. 127). Sie war, wie erwähnt, aus etwa 1500

Individuen ausgewählt, und zwar zuletzt aus den 12 besten als die einzige, welche Seitenköpfchen mit mehr als 21 Strahlen trug.

Ihre Samen wurden in drei Gruppen geerntet und ausgesäet. Die erste Gruppe stammte von Blüthen, welche vor dem Ausroden der übrigen etwa 1500 Pflanzen sich öffneten, die zweite von Köpfchen, welche später auch von anderen ausgewählten Pflanzen befruchtet werden konnten, die dritte von rein befruchteten Samen, aus Blüthen, welche nur mit Nr. 10 und 11 (S. 127) gleichzeitig geblüht hatten.

Im Juli 1897 hatte ich etwas über 400 blühende Pflanzen. Von jeder wurde die Zahl der Zungenblüthen im Endköpfchen bestimmt. Ich erhielt für die drei Gruppen (1., 2. und 3. Ernte) drei individuelle Curven, welche aber nicht wesentlich von einander verschieden waren und von denen ich somit nur die Summe mittheile:

Z.-B.:	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34
Ind.:	0	2	1	2	1	0	12	10	**169**	102	45	30	19	12	3	1	2	1	1	0	0	1

Die aus diesen Zahlen construirte Curve ist auf Taf. I, Fig. 4, dargestellt. Die aus der 1. Ernte stammenden Samen lieferten etwa $^3/_5$ der Individuen, da die beiden letzteren, reineren Ernten sehr spärlich ausgefallen waren. Auch die besten Individuen, namentlich dasjenige mit 34 Zungenblüthen, stammten aus der ersten Ernte.

Die Curve zeigt erstens, dass die Familie den Curvengipfel auf 21 ebenso scharf zeigt als die reinen Rassen (Fig. 3), auch fehlen ihr die Gipfel auf 13 und 16 durchaus. Zweitens aber ist die Curve asymmetrisch; auf der 34-er Seite fällt sie langsam herab. Die Familie ist plötzlich reich an Individuen mit 22—34 strahligen Endköpfchen geworden; mehr als die Hälfte (217 auf 419) gehören dieser Gruppe an. Die im vorigen Sommer erweckte Hoffnung zeigte sich jetzt als völlig berechtigt.

In dieser Familie habe ich die 25 besten Pflanzen gespart und alle übrigen ausgerodet. Ich erhielt für jene, Mitte August, in der mehrfach beschriebenen Weise, 25 Partialcurven, welche fast alle auf oder dicht neben Z.-B. 21 gipfelten. Viele zeigten sich als gute Stammpflanzen für eine neue 21-er Rasse; ihre Samen wurden zu diesem Zweck geerntet und ergaben, soweit ausgesäet, im Jahre 1898, Familien mit ähnlichen Curven wie Fig. 4.

Für die Fortsetzung des Versuches wählte ich aber, da sich durch die Partialcurven keine bessere ergeben hatte, die Pflanze mit 34 Strahlen im Endköpfchen aus. Sie ist in Fig. 4 durch × angedeutet.

Aus ihren Samen, zum Theil durch die ganze Familie, zum Theil durch die isolirten Samenträger befruchtet, stammt die Cultur von 1898, deren individuelle Curve in Fig. 5 dargestellt ist.

Für diese Curve wurden im Juli 1898 die Strahlenblüthen auf den Endköpfchen von allen Pflanzen aus dieser Familie gezählt. Es waren 241 Individuen. Die erhaltenen Zahlen waren:

Z.-B.:	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
Ind.:	1	2	10	17	17	20	21	**30**	17	13	10	11	6	9

Z.-B.:	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
Ind.:	13	**21**	6	3	5	3	1	2	0	0	0	0	0	2	0	1

Die Curve ist **zweigipfelig** mit einer Andeutung eines dritten Gipfels (46—48, vielleicht auf 55 hindeutend). Sie theilt erstere Eigenschaft mit der Curve der Mischrasse (Fig. 1). Aber die Form ist eine andere, da das steile Herabfallen auf den Aussenseiten der Gipfel fehlt. Die ganze Familie stammt aus einer Mutter; die Bestäubung durch sehr verschiedene Väter hat ohne Zweifel grossen Einfluss gehabt. Doch ist zu bemerken, dass die Partialcurven der Väter keine Andeutungen eines Gipfels auf 26 und keine Köpfchen mit mehr als 31 Zungenblüthen aufwiesen.

Betrachten wir jetzt die drei Hauptpunkte dieser Curve (Fig. 5), jeden für sich, und fangen wir mit dem Gipfel auf 26 an. Diese Zahl ist nicht eine Zahl der Hauptreihe von Braun und Schimper, sondern eine Nebenzahl, aus der Addition **dreier** Hauptzahlen ($5 + 8 + 13 = 26$) entstanden. Das Vorkommen von Gipfeln auf solchen Nebenzahlen wurde zuerst von Ludwig entdeckt[1]); sie treten hervor, sobald die Anzahl der gezählten Individuen hinreichend gross ist, um die feineren Details der Curven erkennen zu lassen. Sie stellen sich dann als kleinere Gipfel zwischen den höheren, den Hauptzahlen entsprechenden Gipfeln heraus. Sie können entweder als Summen von mehreren Hauptzahlen oder als Multipla solcher betrachtet werden ($13 \times 2 = 26$)[2]).

In unserem Versuche tritt aber diese Nebenzahl nicht als ein kleiner Nebengipfel hervor, sondern sie bildet einen der beiden Hauptgipfel der ganzen Curve. Und zwar in jeder Hinsicht die am kräftigsten entwickelte. Dazu kommt, dass links von ihr die Curve keineswegs steil herabfällt. Dieses wird ohne Zweifel zum Theil dadurch verursacht, dass in meiner Cultur noch einzelne Individuen zu der 21-er Rasse zurückgekehrt waren, wie der Verlauf der Curve bei den Ordinaten 20—22 andeutet. Zum Theil auch berechtigt es zu der Vermuthung, dass auch Nebenzahlen als Merkmale isolirbarer

1) Ludwig, Beiträge zur Phytarithmetik, Botan. Centralbl. Bd. LXXI, 1897. S. 4 des Sep.-Abdr.

2) Ludwig, Ueber Variationscurven, ibid. Bd. LXXV, 1898. S. 8 des Sep.-Abdr.

Rassen vorkommen können, ähnlich wie solches für die Hauptzahlen gilt.

Wenngleich die mathematischen Beziehungen der Zahlen unserer Curven durch die Arbeiten Ludwig's und Anderer klargelegt worden sind, so fehlt uns doch bis jetzt noch jede Einsicht in ihre ursächlichen Beziehungen. Die Frage nach den erblichen Einheiten, den Pangenen, welche dem Spiele dieser Zahlen zu Grunde liegen, ist bis jetzt noch kaum erörtert[1]). Es ist daher von grösstem Interesse, zu erfahren, wie weit sich die Isolirung reiner Rassen aus den ursprünglichen pleomorphen Formen durchführen lässt.

Aus diesem Grunde habe ich zunächst versucht, den Anfang zu einer 26-er Rasse, also zu einer Rasse mit dem Curvengipfel auf einer Nebenzahl, zu isoliren. Und es ist mir solches über Erwartung gelungen (Fig. 6).

Nachdem im Juli 1898 die individuelle Curve meiner Cultur (Fig. 5) bestimmt war, habe ich weitaus die meisten Pflanzen sofort ausgerodet, einige aber beibehalten, um aus ihnen noch eine weitere Wahl treffen zu können. Es waren dieses die Individuen, deren Endköpfchen mehr als 33 Zungenblüthen hatten.

Als nun am 1. September für diese ausgewählten Exemplare die Partialcurven bestimmt wurden, stellte sich heraus, dass einige einen Gipfel auf 34, andere einen solchen auf 26, noch andere aber beide Gipfel aufwiesen. Diejenigen mit einem Gipfel auf 26 waren elf an der Zahl, ihre Partialcurven stimmten unter sich hinreichend genau überein, um nur ihre Summe mitzutheilen:

Z.-B.:	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
K.:	1	0	0	1	3	3	13	36	**43**	36	10	6	6	6	5	2	2	4	1	0	2

Die diesen Zahlen entsprechende Curve ist in Fig. 6 dargestellt. Sie ist symmetrisch, und zwar ebenso schön wie die der reinen 13-er und 21-er Rassen.

Berücksichtigt man, dass die Partialcurven der ausgewählten Samenträger für jene beiden Rassen gar nicht symmetrisch, sondern sehr einseitig ausgebildet waren (Fig. 2, *A* und *B*) und dass sie dennoch bereits in der nächsten oder der zweitnächsten Generation eine reine Rasse mit steiler symmetrischer Curve gaben (Fig. 3), so ist der Schluss wohl erlaubt, dass auch aus den für die 26-er Rasse ausgewählten Stammpflanzen diese Rasse sich weiterhin rein erhalten wird.

---

1) Eine zweigipflige Variationscurve, *Opera V*, S. 569, sub 7.

Die Endköpfchen dieser elf Pflanzen hatten die folgenden Anzahlen von Zungenblüthen:

Z.-B.:	35	36	37	38	39	40	46
Ind.:	2	1	2	2	1	1	2

Addirt man diese zu den obigen Zahlen, so wird die Form der Reihe resp. der Curve dadurch nicht wesentlich beeinflusst.

Zweitens habe ich in ähnlicher Weise untersucht, ob sich in meiner Cultur der Anfang zu einer reinen 34-er Rasse finden würde. Ich habe darin aufs Gradewohl 14 Pflanzen mit je 34 Strahlen im Endköpfchen herausgegriffen. Die Zungenblüthen ihrer Seitenköpfchen wurden wenige Tage nach der Feststellung der Curve Fig. 5 gezählt. Sie ergaben:

Z.-B.:	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43
K.:	1	0	4	2	2	5	5	8	**11**	6	3	4	2	0	0	0	0	1	1	1
K.:	1	0	4	2	2	5	5	8	11	6	**17**	4	2	0	0	0	0	1	1	1

Im Ganzen 70 Köpfchen. Die erste Reihe sind die Zahlen der Seitenköpfchen; die zweite diese selben Zahlen + den 14 Endköpfchen. Letztere Reihe ist in Fig. 7 graphisch dargestellt. Die Curve ist noch keineswegs eine sehr schöne, aber von der auf's Gradewohl ausgewählten Gruppe konnte auch nicht erwartet werden, dass sie völlig rein sein würde.

Ausser dieser Gruppe hatte ich noch zwei Pflanzen, deren Endköpfchen 40 Zungenblüthen hatten und deren Partialcurven auf 32 bis 35 gipfelten. Ich habe von diesen beiden Samen geernet zur Fortsetzung der 34-er Rasse. Nach allen bisherigen Erfahrungen unterliegt es aber keinem Zweifel, dass auch diese nach einer bis zwei Generationen völlig rein sein und eine steile symmetrische Curve haben wird.

Aber schon jetzt betrachte ich die Möglichkeit der Isolirung einer Rasse mit einem Gipfel, von welchem in der ursprünglichen Cultur (1895, Fig. 1) gar keine Andeutung vorhanden war, als völlig sichergestellt.

Als dritten Componenten der Cultur Fig. 5 betrachte ich eine Rasse mit einem Gipfel oberhalb 45. Nach der Braun-Schimper-schen Reihe ist dieser vermuthliche Gipfel zunächst auf 55 zu erwarten[1]). Und nach den Erfahrungen mit der Mutterpflanze der

1) In Ludwig's citirtem Aufsatz „Ueber Variationscurven" findet sich S. 8 die solchen Berechnungen zu Grunde liegende Zusammenstellung in sehr bequemer Form. Danach käme nur noch eine Nebenzahl zweiter Ordnung (47) zur Erklärung des rechten Endes unserer Curve Fig. 5 in Betracht.

1898er Cultur gemacht (in Fig. 4, mit Z.-B. 34) ist zu erwarten, dass die grösste Aussicht, weitere Gipfel zu erhalten, von denjenigen Pflanzen geboten wird, welche 1898 die meisten Zungenblüthen im Endköpfchen hatten, also von den Pflanzen mit Z.-B. 48.

Ich habe deshalb zunächst am 1. September die Partialcurve dieses Individuums mit denen der übrigen ausgewählten Pflanzen verglichen. Sie war weitaus die beste:

Z.-B.:	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45
K.:	2	0	6	4	4	3	5	1	1	2	0	2	0	0	1	0	1

Alle übrigen ausgewählten Samenträger (15 Exemplare) gaben an demselben Tage zusammen eine Curve, welche der in Fig. 5 abgebildeten nahezu parallel verlief und wie diese zweigipfelig war (Gipfel auf 26 und auf 32—33).

Ich beabsichtige somit, im nächsten Sommer nur von dieser Pflanze die Samen auszusäen, um womöglich höhere Gipfel wie 1898 zu erreichen und zu isoliren.

Zusammenfassung der Resultate.

1. *Chrysanthemum segetum* folgt, auch in dem neu von mir gefundenen Theile seiner Curve, den Gesetzen Ludwig's.

2. Die wildwachsende Form hat eine monomorphe Curve, deren Gipfel auf 13 liegt, mit geringer Andeutung eines Gipfels auf 8.

3. Die cultivirte Form hat eine zweigipfelige Curve (Fig. 1), mit den Gipfeln auf 13 und 21, und Andeutungen von Nebengipfeln auf 8 und 16. Sie ist nicht ein Gemenge reiner Formen, sondern eine Mischrasse, deren einzelne Individuen meist ungleichseitige (Fig. 2), bisweilen auch zweigipfelige Partialcurven haben.

4. Aus ihr gelang es, die 13-er und die 21-er Rasse durch Selection rein zu erhalten, und zwar mit steilen, symmetrischen Curven (Fig. 3).

5. Aus ihr gelang es ferner, einen ganz neuen Abschnitt der Curve zu erhalten, mit zwei Gipfeln auf 26 und 34, von denen in der ursprünglichen Cultur auch nicht die Spur vorhanden war (Fig. 5).

6. An der Zusammensetzung dieses neuen Abschnittes betheiligten sich u. a. Pflanzen mit symmetrischer, auf 26 gipfelnder Partialcurve (Fig. 7) und solche mit nahezu eingipfeliger Curve, deren Gipfel auf 34 Strahlenblüthen lag (Fig. 7). Es können somit aus ihr diese beiden neuen Rassen rein isolirt werden.

7. Sorgfältige Cultur in Gartenerde mit starker Düngung und Selection nach den Endköpfchen und nach den Partialcurven waren die Mittel, diese Resultate zu erreichen.

Erklärung der Abbildungen.

——— Individuelle Curven; sie beziehen sich auf die Zahl der Strahlenblüthen im Endköpfchen jedes Individuums der betreffenden Cultur.

++++ Partial-Curven; sie beziehen sich auf die Zahl der Strahlenblüthen in der grösstmöglichen Zahl von Seitenköpfchen einzelner oder weniger Individuen.

Die horizontale Zahlenreihe in jeder Figur deutet die Anzahl der Strahlenblüthen pro Köpfchen an; die Höhe der Ordinate entspricht der Anzahl der Pflanzen resp. der Köpfchen.

Fig. 1. Die zweigipfelige Curve der Mischrasse aus den botanischen Gärten. Gipfel auf 13 und 21 Strahlenblüthen; Nebengipfel auf 8 und 16.

Fig. 2. Partialcurven der aus solchem Gemenge gewählten Samenträger. *A* für die 13-er Rasse; *B* für die 21-er und für die hochgradige Rasse. Curven ungleichseitig.

Fig. 3. Curve der isolirten 21-er Rasse in der dritten Generation 1897. Curve symmetrisch. Gipfel auf 21.

Fig. 4. Anfang der 26-er und 34-er Rassen. Cultur aus Samen der in dieser Richtung besten Pflanze von 1896. Gipfel auf 21. Das auf der Ordinate 34 verzeichnete, durch × angedeutete Individuum gab die Samen für die Cultur Fig. 5.

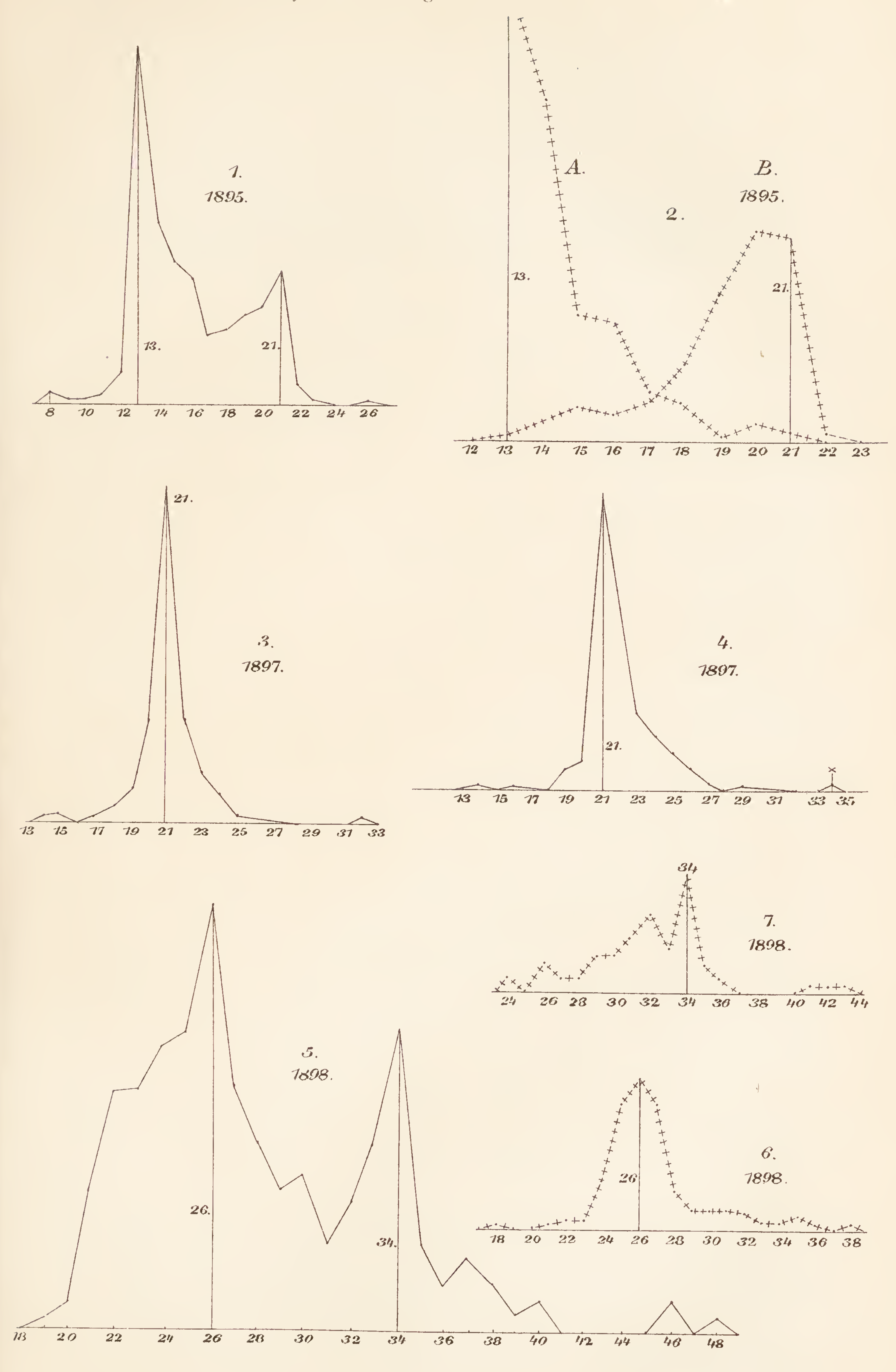
Fig. 5. Individuelle Curve für die Nachkommenschaft dieser Pflanze. Neue Gipfel auf 26 und 34 und Andeutung eines Gipfels oberhalb 45. Völliger Verlust des Gipfels bei 13 und nahezu völliger Verlust des Gipfels bei 21.

Fig. 6 und 7. Partialcurven aus der Cultur von Fig. 5.

Fig. 6. Isolirung einer 26-er Rasse. Partialcurve der aus der Cultur Fig. 5 ausgewählten Stammpflanzen. Gipfel auf 26. Curve symmetrisch.

Fig. 7. Isolirung einer 34-er Rasse. Partialcurve einiger der in der Cultur Fig. 5 auf der Ordinate 34 verzeichneten Pflanzen.

(Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Jahrgang 1899, Band XVII, S. 84.)



Hugo de Vries, Opera.

Lith F^{a} P.W.M.Trap



UEBER DIE ABHÄNGIGKEIT DER FASCIATION VOM ALTER BEI ZWEIJÄHRIGEN PFLANZEN.

Einleitung.

Durch die Bildung von Rassen, in denen Fasciation und Zwangsdrehung alljährlich zurückkehren, ist die Erblichkeit dieser beiden teratologischen Eigenschaften bewiesen worden. Gleichzeitig bieten diese Rassen ein Material nicht nur für morphologische, sondern auch für physiologische Untersuchungen.

Unter den letzteren tritt selbstverständlich die Frage in den Vordergrund, welche äusseren Bedingungen das Auftreten der Abweichungen beherrschen. Denn es ist eine leicht zu beobachtende Thatsache, dass weder die Zahl der abweichenden Individuen oder „Erben", noch auch der Grad der Ausbildung der Variation unter allen Bedingungen dieselben sind.

Die Kenntniss der fraglichen Abhängigkeit ist aber sowohl theoretisch, wie auch praktisch für die Fortsetzung der Culturen von Wichtigkeit. Theoretisch leitet sie uns zur Erklärung der grossen Mannigfaltigkeit, welche die monströsen Rassen gegenüber vielen völlig fixirten Varietäten kennzeichnet, und ist sie eine der Vorbedingungen für eine tiefere Erkenntniss der Gesetze der Erblichkeit. Praktisch lehrt sie uns Fehler bei den Culturen vermeiden und diese so einrichten, dass die Aussicht auf schön ausgebildete Monstrositäten eine möglichst grosse ist.

Voraussetzung ist selbstverständlich eine Rasse, in der die erbliche Anlage zur Monstrosität vorhanden ist. Fehlt diese, so vermag die Cultur gar nichts. So fehlt in meiner Rasse von *Dipsacus sylvestris torsus* die einjährige Varietät völlig, und obgleich ich alle erdenklichen Mittel erschöpft habe, um sie einjährig zu machen, habe ich diese Versuche als völlig hoffnungslose aufgeben müssen[1]).

---

1) Dennoch scheint die einjährige Varietät von *Dipsacus sylvestris* keineswegs selten zu sein. Sowohl Koch's Synopsis Florae Germanicae et Helveticae (3. Aufl. 1857), als Grenier et Godron in der Flore de France (1852) nennen die Art ausschliesslich einjährig. Sollte mir einer meiner verehrlichen Leser Samen von einjährigen Individuen dieser Species besorgen können, so würde ich dafür sehr dankbar sein und versuchen, durch Kreuzung mit meiner Rasse eine einjährige Rasse mit

Ebenso fehlt in meinen Culturen eine einjährige Form von *Crepis biennis* und es gelang mir bis jetzt ebensowenig, eine solche entstehen zu lassen. Als ein drittes Beispiel nenne ich hier meine Rasse von *Helianthus annuus syncotyleus*, von der ich seit 1887 jährlich mehrere Tausende von Keimpflanzen untersuchte, welche theils von Erben, theils von Atavisten der Rasse abstammten, und in der sich bis jetzt nie auch die geringste Spur von Tricotylie zeigte. Anderen Rassen von *Helianthus annuus* fehlen aber tricotyle Keimlinge nicht; so fand ich solche z. B. im Samen eines bunten Individuums, das ich aus gekauften Samen erzogen hatte.

Ist aber die erbliche Anlage zur Monstrosität gegeben, so hängt sowohl die Häufigkeit des Auftretens wie der Grad der Ausbildung in den einzelnen Fällen offenbar vorwiegend von zwei weiteren Bedingungen ab. Die erste ist der Grad der Fixirung, die zweite die Cultur. Bei gleichbleibender Cultur wird die Monstrosität um so häufiger und um so schöner auftreten, je besser die Rasse fixirt ist; bei gegebenem Grade der Fixirung aber muss die Cultur entscheiden. Und zwar scheint es mir, dass in einem Falle die Fixirung, in anderen Fällen aber die Cultur überwiegend ist. Namentlich bei den in dieser Arbeit zu behandelnden fasciirten Rassen von *Crepis biennis*, *Geranium molle* und *Taraxacum officinale* scheint der Einfluss der Cultur bei Weitem zu überwiegen.

Die soeben genannten Rassen befanden sich zur Zeit meiner Versuche in der vierten bis fünften Generation und hatten, meist bereits seit einigen Generationen, einen Procentsatz von etwa 30 % Erben erreicht. Diese Zahl ist somit für meine Versuche im Allgemeinen die normale, Abweichungen davon müssen als Folgen veränderter Culturbedingungen betrachtet werden und werden in jedem einzelnen Versuche durch eine Controll-Cultur als solche dargethan.

In Bezug auf die künstlichen Veränderungen der Culturbedingungen ist zu bemerken, dass es im Allgemeinen ein leichtes ist, letztere ungünstiger zu gestalten. Es ist sogar sehr leicht, das Auftreten der Monstrositäten völlig mangeln zu lassen. Dagegen hält

---

Zwangsdrehung darzustellen. Ich erlaube mir aber zu bemerken, dass es an im Freien blühenden oder fructificirenden Individuen äusserst schwierig, wenn überhaupt möglich ist, zu entscheiden, ob sie ein- oder zweijährig sind. Es gilt dieses sowohl von diesen als auch von anderen zweijährigen Arten. Bekanntlich kommen bei vielen zweijährigen Arten einjährige Individuen nicht allzu selten vor (z. B. bei *Daucus, Oenothera,* wohl auch *Beta* u. s. w.).

es sehr schwer, die Cultur wesentlich zu verbessern; bedeutend höhere Procentsätze erhielt ich nur ausnahmsweise.

Zweijährige Arten bieten für diese Studien einen merklichen Vortheil[1]). Sie werden durch die winterliche Kälte zum Schiessen im Frühjahr veranlasst, und zwar, wie man sehen wird, fast unabhängig von dem Alter, das sie vor Anfang des Winters erreicht hatten. Man hat es dadurch in seiner Gewalt, die Bildung des Stengels in sehr verschiedenen Altersstufen eintreten zu lassen und somit den Einfluss des Alters auf die teratologischen Eigenschaften des Stengels zu untersuchen.

Die jetzt mitzutheilenden Versuche beruhen alle auf diesem Princip.

I. *Crepis biennis fasciata.*

Diese Rasse habe ich früher ausführlich beschrieben und abgebildet[2]); sie diente mir auch zu meinen Versuchen über einfache Torsionen und über uneigentliche Zwangsdrehungen[3]). Ich entnahm sie im Jahre 1886 einer Wiese bei Hilversum und hatte in der nächsten (zweiten) Generation 1887/88 bereits einige und seitdem regelmässig 20—40 % fasciirter Rosetten.

A. Aussaat in verschiedenen Jahreszeiten.

Die Aussaat von 1889 fand am 23. April, die von 1891 am 12. bis 15. Mai statt; erstere ergab 40 %, letztere 30 % fasciirter Rosetten.

Später im Sommer angestellte Aussaaten ergaben bis jetzt keine Verbänderung des Vegetationspunktes in den Rosetten vor Eintritt des nächsten Frühjahres; ich habe zwei Versuche in dieser Richtung gemacht.

Erstens habe ich am 28. Juli 1892 einen Theil des vor wenigen Tagen geernteten Samens der vierten Generation ausgesät. Ich säete etwa 2 cc auf 8 qm Fläche, die Samen keimten aber spärlich und die Rosetten bedeckten später den Boden nicht vollständig. Keine Pflanze machte im ersten Jahre einen Stengel; keine Rosette

1) Ueber meine mit den hier besprochenen parallel verlaufende Versuche an facultativ zweijährigen Arten hoffe ich demnächst zu berichten. Sie führen, wie sich erwarten lässt, zu ähnlichen Folgerungen. Dasselbe gilt von meinen Versuchen mit den Zwangsdrehungen von *Dipsacus sylvestris:* Vergl. auch den Schluss dieses Aufsatzes.

2) *Opera V,* p. 442, Tafel I und II.

3) *Opera V,* p. 328 und 377.

machte zu dieser Zeit einen Vegetationskamm. Im nächsten Jahre trieben einige Rosetten Stengel, welche zur Blüthe gelangten, ohne Verbänderungen zu bilden; unter den übrigen Rosetten wurde die erste Verbreiterung des Herzens etwa Mitte August sichtbar, gegen Anfang des Winters erreichte ihre Zahl etwa 20 %. Da diese Pflanzen offenbar im dritten Jahre geblüht haben würden, habe ich den Versuch nicht weiter fortgesetzt.

Zweitens habe ich am 11. September 1891 Samen der dritten Generation ausgesät. Keiner von ihnen bildete vor Eintritt des nächsten Winters eine Verbänderung, aber auch keiner trieb im nächsten Jahre einen Stengel.

Aus diesen Versuchen geht hervor, dass bei später Aussaat die zweijährig blühenden Individuen sich nicht verbändern, während die meisten Exemplare dreijährig werden. Dadurch wird die verspätete Aussaat so zu sagen in eine verfrühte umgewandelt, die Dauer des Lebens somit nicht verkürzt, sondern verlängert und die Aussicht auf Verbänderungen also nicht geschwächt.

B. Topfculturen.

Aussaat vom 8. April 1892. Samen der dritten Generation wurden im Gewächshaus in die Keimschüssel ausgesät, die jungen Pflänzchen etwa beim zweiten Blatte einzeln in Töpfe versetzt und Ende Mai aus diesen in's Freie ausgepflanzt. Sie bildeten trotz der verfrühten Aussaat im ersten Sommer keine Stengel, sondern wurden zu grossen und üppigen Rosetten. Die erste Verbänderung des Herzens der Rosette zu einer deutlichen Linie beobachtete ich am 1. August, also vier Monate nach der Aussaat.

Mitte September wurde der Versuch beendet. Es fanden sich 25 fasciirte und 14 normale Rosetten vor. Also etwa 60 % Fasciationen oder eine verhältnissmässig viel grössere Anzahl, als bei der üblichen Aussaat auf dem freien Felde je beobachtet wurde (20—40 %).

Die Zeit, welche von der Aussaat bis zum Sichtbarwerden der ersten Andeutung der Fasciation in den Rosetten verläuft, ist in diesem Versuche dieselbe wie bei den Aussaaten im Freien. Als Beispiel führe ich eine Aussaat von Samen der nämlichen Generation an, welche am 15. Mai stattfand und am 24. September die ersten Verbreiterungen in den Rosetten, am 3. Oktober aber bereits eine ganze Anzahl Pflanzen mit einer „Herzlinie“ zeigte. In beiden Fällen war somit ein Alter von etwa 4 Monaten für das Sichtbarwerden der Variation erforderlich.

Aussaat vom 29. März 1892. Während der obige Versuch vor Eintritt des Winters abgeschlossen wurde, habe ich in diesem die verbreiterten Rosetten überwintert. Der Samen stammte von der vierten Generation. Die ersten Verbreiterungen in den Rosetten zeigten sich etwas später (Mitte August) als im vorigen Versuche, auch war die Zahl der Herzlinien bedeutend geringer, nur 24 %, was aber theilweise eine Folge von eingetretenen Spaltungen im Herzen bereits verbreiterter Rosetten war.

Die am schönsten verbreiterten Rosetten dieser Culturen übertrafen bei der Bildung der Stengel bei Weitem alles, was ich von Fasciationen bisher in dieser Rasse beobachtet habe. Einige unter ihnen hatten in der Rosette eine Herzlinie von etwa 7 cm gemacht, die Stengel wuchsen in dieser Breite empor und erreichten dadurch bis zur Blüthe oft nur eine Höhe von etwa 30 cm. Sie waren bisweilen gar nicht gespalten, sondern trugen auf ihrem Gipfel je ein einziges kammförmiges Blütenköpfchen, welches, vielfach hin- und hergebogen und geschlängelt, eine Länge von bis zu 25—30 cm, bei normaler Breite, erreichte.

Leider ist das Wachsthum der verbänderten Stengel, namentlich der breitesten, vielfachen Unregelmässigkeiten unterworfen, welche zu Krümmungen und Ausbuchtungen Veranlassung geben. Aeusserst schön und regelmässig im halb erwachsenen Zustande, wenn sich der Blüthenkamm am Gipfel als Knospe zeigt, verlieren sie später durch den erwähnten Umstand viel von ihrer Schönheit.

C. Einfluss der Ernährung auf die Fasciation.

Sandcultur. Um den Einfluss der Ernährung auf die Fasciation kennen zu lernen, stellte ich zunächst eine Cultur in ziemlich sterilem Sande an. Der Sand befand sich in einem Beete meines Versuchsgartens und ruhte in einer Tiefe von einem halben Meter auf dem sandigen Untergrunde des Gartens. Als Samen wählte ich denjenigen des schönsten Samenträgers aus meiner dritten Generation, der im Juli 1890 eingesammelt war. Die Aussaat fand auf dem Sandbeete (2 qm) am 12. Mai 1891, auf dem Controllbeete am 15. Mai desselben Jahres statt.

Anfang November zählte ich auf dem Sandbeete 85 Rosetten, unter denen 7 eine deutliche Herzlinie zeigten. Somit etwa 8 % fasciirter Exemplare. Mitte April waren diese Zahlen noch ungeändert und wurden die Rosetten ausgerodet. Nur in einzelnen Individuen war die Verbreiterung der Herzlinie bedeutend, es waren dieses die am Rande des Beetes befindlichen Erben.

Auf dem Controllbeete zählte ich Anfang November 1891 97 Rosetten, von denen 26 fasciirt waren. Also etwa 27 %. Somit bedeutend mehr als auf dem Sandbeete, oder richtiger: Auf dem Controllbeete war der Procentsatz der Erben ein sehr normaler, auf dem Sandbeete war er durch die mangelhafte Ernährung stark herabgesetzt. Auf dem Sandbeete waren die Rosetten schwach und berührten einander kaum; auf dem Controllbeete waren sie kräftig und hatten gegen den Herbst eigentlich nicht Platz genug.

Düngung. Gleichzeitig mit dem vorigen Versuche stellte ich einen Versuch über den Einfluss der Düngung an. Und zwar mit dem Samen derselben Mutterpflanze und Aussaat an demselben Tage (15. Mai 1891) und unter sonst völlig gleichen Bedingungen wie der obige Controllversuch. Dieser konnte dadurch auch hier als Controlle benutzt werden. Die Düngung fand am 1. Juli statt, es wurden an jenem Tage 7½ Kilo Guano zwischen den Reihen des 4 qm grossen Beetes eingegraben. Das Controllbeet war von derselben Grösse, erhielt aber keine Düngung.

Anfang November zeigte sich ein deutlicher, wenn auch nicht sehr grosser Einfluss der Düngung. Ich zählte 107 Rosetten, von denen 71 atavistisch und 36 fasciirt waren. Somit etwa 34 %, gegen 27 % auf dem Controllbeete, bei nahezu gleicher Individuenzahl auf gleich grosser Fläche.

Einen zweiten Versuch habe ich 1894 gemacht. Zu diesem wurden die Samen in Keimschüsseln ausgesät und die jungen Pflänzchen beim zweiten Blatte einzeln in Töpfe mit guter, stark gedüngter Erde ausgepflanzt. Aus den Töpfen kamen sie am 9. Mai 1894 in den Garten, und zwar grösstentheils auf gut gedüngten Beeten, zu einem kleineren Theile aber auf eine sehr stark gedüngte Parzelle. Die ersteren Beete erhielten als Düngung nur getrockneten Kuhmist, sogenannten Rinderguano, das letztere dazu noch Hornmehl, und zwar 0,25 Kilogramm auf der ganzen 2 qm grossen Parzelle.

Das Wachsthum der Rosetten war durch diese reiche Stickstoffdüngung viel rascher und kräftiger, die Verbreiterungen des Vegetationspunktes traten früher ein und waren bald erheblich zahlreicher. Ich fand Ende November 35 verbänderte Rosetten auf eine Gesammtzahl von 41, also 85 %, während das Controllbeet auf 160 Individuen 64 % fasciirte trug[1]).

Wie man den Gehalt an Verbänderungen durch schlechte Düngung

---

1) Die zweigipfelige Curve dieser Cultur habe ich beschrieben in: Sur les courbes Galtoniennes des monstruosités. (*Opera V,* p. 570.)

herabsetzen kann, so kann man ihn somit auch durch starke Düngung erhöhen, und zwar auf eine so hohe Zahl (85 %), dass man fast glauben würde, dass bei noch besserer Fürsorge vielleicht sämmtliche Individuen fasciirt werden würden.

Die starke Düngung, und namentlich die Stickstoffdüngung, hat aber einen sehr grossen Nachtheil. Sie setzt das Widerstandsvermögen der Pflanzen gegen die Schädlichkeiten des Winters in hohem Maasse herab. Bei starken Frösten erfrieren die Herzen der Rosetten nur zu leicht, bei lange anhaltendem nasskaltem Wetter verliert man zu viele Exemplare durch Fäulniss. Grade die schönsten Verbänderungen kommen dadurch häufig nicht zur Entfaltung.

Aus diesem Grunde habe ich seitdem vorgezogen, die *Crepis*-Culturen zwar noch in den Töpfen, nicht aber auf dem Beete mit Hornmehl zu düngen. Ich gebe ihnen entweder nur Rinderguano, oder setze sie ohne Düngung auf ein im Vorjahre gut gedüngtes Beet. Das Wachsthum der Rosetten wird dadurch weniger üppig, sie werden mehr gedrungen und holziger, wie man es nennt. Die Aussicht auf fasciirte Rosetten nimmt dabei selbstverständlich ab, ich hatte deren in den beiden letzten Generationen 1896—1897 und 1898—1899 etwa 20 %, bei einer maximalen Breite des Herzens von 2,5 cm im December.

Dichtsaat. Weitaus die Hauptsache, wenn es gilt, breite Verbänderungen zu ziehen, ist die gegenseitige Entfernung der einzelnen Individuen. Diese dürfen einander eigentlich zu keiner Zeit berühren. Je weiter sie stehen, um so zahlreicher und um so schöner bilden sich die Erben der Rasse aus. Und zwar nicht nur in Procentzahlen der ganzen Individuenzahl, sondern auch, wenn man die Verbänderungen ohne Weiteres pro Quadratmeter zählt. Oder mit anderen Worten: Auf einer gegebenen Fläche bekommt man um so schönere Fasciationen, je weniger Pflanzen man darauf setzt, selbstverständlich vorausgesetzt, dass diese zur Zeit ihres grössten Blätterreichthums den Boden völlig bedecken.

Am 23. April 1889 säete ich auf einem Beete von 5,4 qm (3 × 1,80 m) mit 14 Reihen in Entfernungen von 20 cm Samen des schönsten Samenträgers der zweiten Generation aus. Das Controllbeet umfasste 6,3 qm (3,5 × 1,80 m) und hatte eine Entfernung der Reihen von 30 cm. Während auf dem Dichtsaatbeete die jungen Pflanzen alle zur Entwicklung gelangen konnten, wurden auf dem anderen Beete Mitte Mai und Mitte Juni so viele Exemplare ausgerissen, dass die übrigen hinreichend vereinzelt standen. Gegen den Herbst standen aber auch diese ziemlich dicht.

Mitte März 1890 wurden die Rosetten gezählt. Es ergaben sich in der Dichtsaatcultur 494 Individuen, von denen 11 eine Herzlinie von bis zu 2 cm und 14 eine Herzlinie von 2—6 cm hatten, während die übrigen atavistisch waren. Im Ganzen also 25 (oder 5 %) fasciirte Individuen. Auf dem Controllbeete zählte ich 128 Exemplare; 24 hatten eine Herzlinie von bis 2 cm, 28 eine solche von 2—6 cm. Somit 52 (oder 40 %) fasciirte Individuen.

Es geht hieraus hervor:

1. Durch Dichtsaat wurde der Procentsatz der Erben von 40 % auf 5 % herabgesetzt.

2. Auf nahezu gleicher Fläche erhielt ich bei Dichtsaat nur 25, bei weiterer Saat aber 52 Erben. Damit ist also der oben ausgesprochene Satz bewiesen: Je mehr Pflanzen auf demselben Beete, um so geringer ist die Aussicht auf Fasciationen.

Zu bemerken ist schliesslich, dass in der Dichtsaatcultur, durch Fehler in der Keimung, hier und da Lücken vorhanden waren. Es standen theils hier, theils an den Endpunkten der Reihen die meisten und die am stärksten verbreiterten Rosetten.

Als die Pflanzen auf dem Dichtsaatbeete blühten, zeigten sich in einigen, aus nicht fasciirten Rosetten entstandenen Stengeln geringe Verbänderungen. Ihre Zahl war 7 %, was somit die ganze Zahl der fasciirten Individuen auf 7 + 5 = 12 % bringt. Auf dem Controllbeete war diese Zahl 10 %, im Ganzen also 10 + 40 = 50 %.

Im Freien auftretende Verbänderungen sind in den Niederlanden bei *Crepis biennis* keineswegs eine seltene Erscheinung. Sowohl Stengel, welche von der Rosette aus verbreitert sind, als solche, welche die Abweichung nur im oberen Theile oder auch nur in den Seitenzweigen aufweisen, kommen vor. So stark verbreiterte Individuen, wie die Samenträger meiner Rasse, welche durch das übermässige Breitenwachsthum nur etwa die halbe normale Höhe zu erreichen pflegen, scheinen aber im Freien sehr selten zu sein.

Ich glaube, dass meine Culturen eine hinreichende Grundlage zur Erklärung aller dieser Vorkommnisse abgeben. Erstens hat sich die Verbänderung als eine erbliche Erscheinung herausgestellt. Einmal vorhanden wird sie sich also leicht im Laufe der Jahre erhalten. Zweitens geben auch die besten Samenträger oft nur etwa ein Drittel Erben, unter ungünstigen Bedingungen aber viel weniger. Die Atavisten aber haben die Eigenschaft nicht absolut verloren, diese ist in ihnen oder doch in vielen unter ihnen noch latent vorhanden und kann in ihren Nachkommen wieder in die Erscheinung

treten. Ich beobachtete dies gleich bei meiner ersten Cultur, welche aus Samen von Atavisten gezüchtet werden musste[1]). Auf einer Wiese, welche einige verbänderte Individuen trägt, darf man also stets unter den übrigen zahlreiche Atavisten der nämlichen Rasse vermuthen.

Auf Wiesen sind von unten herauf verbreiterte Stengel von *Crepis* selten, diese finden sich meist an isolirten, an sonstigen Pflanzen armen oder an verhältnissmässig stark gedüngten Stellen. Es stimmt dieses genau zu meinen Erfahrungen auf dem Versuchsfelde. Nur tritt an Stelle der Dichtsaat das Keimen im Gedränge der Wiese, zwischen den Gräsern und sonstigen Arten, was aber auf die Entwicklung der jungen *Crepis*-Pflanzen offenbar denselben Einfluss haben muss und ihre Aussicht auf ein frühzeitiges Verbändern somit herabsetzt. Fehlt das Gedränge und ist der Boden durch irgend welche Ursache nahrhafter als sonst, so entsteht eine grössere Aussicht, dass die Variation sichtbar werden wird. Namentlich wird solches der Fall sein, wenn an solche Stellen Samen gelangt, in dessen Vorfahren die Anlage zur Verbänderung bereits (z. B. durch zufällige Inzucht) erstarkt, resp. nicht durch Kreuzung mit Individuen ohne diese Anlage geschwächt worden ist. Meine erste Cultur ergab aus den im Freien gesammelten Samen sofort einige schön fasciirte Rosetten; die Anlage dürfte also in den wilden Pflanzen häufig in ausreichendem Grade vorhanden sein.

II. *Taraxacum officinale fasciatum.*

Obgleich perennirend, wird diese Art in meinen Culturen als eine einjährige Winterpflanze behandelt, welche ausgesäet wird, sobald ihre Samen im Frühjahr gereift sind. Sie bildet im ersten Sommer eine Rosette, aus deren Herzen im nächsten Frühjahr der endständige oder primäre Blüthenstiel hervorgeht. Dieser ist umgeben von zahlreichen secundären Blüthenstielen, welche in den Achseln der Blätter des Hauptstammes stehen. In diesem Bilde stimmt *Taraxacum* also hinreichend mit *Crepis biennis* überein, um dieselben Beziehungen zwischen Alter und Fasciation erwarten zu lassen.

Die einschlägigen Versuche betreffen nur die primäre Achse mit ihrem endständigen Blüthenstiel. Die Fasciationen, welche man an dieser Pflanze im Freien so häufig auffindet, sind Verbänderungen der Blüthenstiele. Sie erreichen meist eine Breite von 1—3 cm, bisweilen mehr; der breiteste Stiel meiner Sammlung misst etwa

---

1) *Opera V,* p. 445.

5 cm. Auch in meinen Culturen ist eine Breite von 1—3 cm der gewöhnliche Fall; im Frühjahr 1894 maass der breiteste Stiel 4 cm.

Beim Einsammeln im Freien werden leider häufig nur die Blüthenstiele mitgenommen; mir wurden aber von erfahrenen Beobachtern mehrfach die ganzen Pflanzen gebracht; auch hatte ich oft Gelegenheit, solche selbst auf Wiesen und an Wegen zu untersuchen. Namentlich lehrreich sind die Beispiele, in denen die Knospen bereits kräftig ausgebildet, die Stiele aber noch nicht verlängert sind. Solche Fälle lehren uns zwei Thatsachen, welche auch in meinen Culturen sich stets bestätigten:

Erstens sind die verbänderten Stiele theils primär, also endständig, theils aus Seitenzweigen der Hauptrosette hervorgegangen. Und soweit es mir aus den untersuchten Individuen gestattet ist, einen Schluss zu ziehen, waren die Verbreiterungen der primären Blüthenstiele in der Umgegend von Amsterdam im Frühling 1893 und 1894 zahlreicher, jedenfalls nicht weniger zahlreich als die der secundären. In den beiden ersten Generationen meiner Culturen (1888/90 und 1890/92) hatte ich noch keine primären Verbänderungen, sondern solche traten erst im zweiten Blühjahre auf. Seitdem zeigte sich die Erscheinung in der primären Achse und konnte also innerhalb eines Jahres die Selection und die Samenernte stattfinden.

Zweitens sind die verbänderten Blüthenstiele von unten herauf breit und flach und nicht, wie gewöhnlich verbänderte Zweige, unten stielrund und sich nach oben allmählig abflachend. Es rührt dieses daher, dass die Fasciation, ganz ähnlich wie bei *Crepis*, bereits in der Rosette entstanden ist. Es st dieses an den blühenden Pflanzen meist noch deutlich zu erkennen. In meiner Cultur hatte ich aber Gelegenheit, die Sache eingehender zu verfolgen. So zeigten sich bereits im October 1892 am Anfang Juni desselben Jahres ausgesäeten Pflanzen deutliche Anfänge der Verbreiterungen des Herzens einzelner Exemplare, welche Erscheinung im nächsten Monat zunahm und den Winter über sich erhielt. Soweit nicht Spaltung eintrat, bildeten solche verbreiterte Rosetten auch fascirte Blüthenstiele[1]).

Einfluss der Düngung. Die Ursache, weshalb meine ersten Culturen beide in den primären Achsen keine Fasciationen zeigten, suche ich in dem Umstande, dass ich die Pflanzen damals auf ziemlich erschöpftem Boden und ohne Düngung erzog. Die Aussaaten

1) *Opera V,* p. 450.

von 1892 und 1893 fanden aber auf mit Rinderguano und Hornmehl stark gedüngten Beeten statt, dem entsprechend gaben sie bis 30 % Verbänderungen in den primären Stielen.

Aussaat in verschiedenen Jahreszeiten. Ich habe zwei Versuche angestellt, um den Einfluss einer verspäteten Aussaat auf die Fasciation kennen zu lernen. Beide fingen am 14. August 1893 an und umfassten je 2 Quadratmeter im Hauptversuch und ebenso viel Raum im Controllversuch, der mit dem Samen derselben Mutterpflanze angestellt, aber am 5. Mai 1893 angefangen wurde. Die spät gesäeten Pflanzen wuchsen Anfangs kräftig und bildeten schöne Rosetten, welche aber die Grösse der im Mai gesäeten selbstverständlich bei weitem nicht erreichten. Dennoch trieben sie, mit Ausnahme einiger (wohl nachträglich gekeimter) Schwächlinge, fast sämmtlich im nächsten Frühjahre ihre primären Blüthenstiele.

Kurz vor der Blüthe, als die nicht fasciirten Köpfchen wegen der Gefahr der gegenseitigen Bestäubung sämmtlich abgerissen wurden, waren die Blätter der Augustsaaten bis 10 cm lang und bis 12 an der Zahl pro Rosette; die der Maisaaten bis 20 und 25 cm lang und 30—60 an der Zahl pro Rosette.

Diesem Unterschiede entsprechend, fehlten die Verbänderungen in der Augustsaat vollständig, während in den beiden Controllversuchen 13 % und 27 % der primären Achsen verbändert waren. Die beiden Hauptversuche umfassten etwas über 90 resp. 50 Rosetten mit normalen primären Blüthenstielen. Die Controllversuche umfassten 45 resp. 46 Individuen.

Ich habe diese Versuche noch während eines Jahres fortgesetzt, um zu erfahren, wie sie sich in Bezug auf die Production von Verbänderungen aus den Seitenknospen der Rosetten verhalten würden.

Die Aussaaten vom 5. Mai 1893, welche im nächsten Frühjahr 13 % und 27 % fasciirte Individuen hatten, hatten Ende April 1895 deren 6 und 5 auf 46 und 45 Individuen oder 11—13 %. Von diesen Individuen waren im Ganzen drei, bei denen auch der primäre Blüthenstiel verbändert gewesen war, während solches bei den 8 anderen nicht der Fall war. Um dieses zu erfahren, hatte ich im vorigen Jahre die betreffenden Individuen durch Etiquetten ausgezeichnet. Die Pflanzen, welche im ersten Jahre sich als Atavisten verhalten, sind also thatsächlich höchstens zum Theil solche, und dieses gilt wohl auch von anderen Arten.

Die Aussaaten vom 14. August 1893 waren Anfang 1894 normal geblieben. Ende April 1895 lieferten sie aber einige fasciirte Individuen. Und zwar auf dem einen Beete, bei sonniger Lage, 34 %

auf 29 Exemplaren, bei dem anderen mehr beschatteten Beete 18 % auf 39 Individuen. Es war somit, bei normaler individueller Kraft der Cultur, wiederum ein normaler Gehalt an Fasciationen zurückgekehrt.

Wichtig ist bei diesen Versuchen namentlich die Thatsache, dass ein und dasselbe Individuum nicht in jedem Jahre seines Lebens fasciirte Blüthenstengel bildet. Es hängen diese Bildungen auch in diesem Falle offenbar wesentlich von den äusseren Einflüssen ab.

Selbstverständlich hat der richtige Zeitpunkt der Aussaat nur dann den gewünschten Erfolg, wenn die Keimung normal und kräftig verläuft. Träge Keimung wirkt wie verspätete Aussaat. Ich erfuhr dieses in einem am 17. Mai 1894 angefangenen Versuch. Auf einem Beete von 4 Quadratmetern waren 4 cc Samen von einem der besten Samenträger dieses Frühjahres gleich nach der Reife ausgesäet. Durch ungünstige Witterung und kärgliche Besprengung gingen sie langsam und schwach auf und blieben bis Mitte August viel zu klein. Auch nachher erstarkten sie nicht hinreichend. Ende April 1895 hatten 83 Exemplare ihren centralen Blüthenstiel ausgebildet und waren nahezu blühreif. Aber nur ein einziges Exemplar von dieser ganzen Cultur zeigte eine Verbänderung.

Es war dieses eines der wenigen Individuen, welche im August bereits als besonders kräftige Pflanzen aufgefallen und als solche markirt worden waren.

Aus allen diesen Versuchen darf man folgern, dass die Anzahl der verbänderten Exemplare aus gegebenem Samen um so kleiner ist, je ungünstiger die Keimungs- und Wachsthumsbedingungen sind. Bei zunehmender Ungunst der äusseren Umstände wird die Monstrosität immer mehr auf die kräftigsten Individuen beschränkt.

Topfculturen. Es scheint auf dem ersten Blick widersinnig, gewöhnliche Pferdeblumen unter Glas in bester Gartenerde in Töpfen zu cultiviren und ihnen dieselbe Sorgfalt angedeihen zu lassen wie den feinsten Zierpflanzen. Auch ich habe mich erst nach vielen vorläufigen Versuchen und Erfahrungen dazu entschlossen. Das Ergebniss aber hat meine Erwartungen weit übertroffen, da ich weit zahlreichere und weit breitere Verbänderungen erhalten habe, als wie mit der Cultur im Freien.

Der Versuch fing am 1. Mai 1894 an.

Zur Aussaat diente eine Samenprobe desselben Samenträgers vom Mai 1893, aus dessen Samen bei der Aussaat sofort nach der Reife (am 5. Mai 1893) in einem oben beschriebenen Versuche zwei Culturen mit 13 % und 27 % fasciirten Individuen erhalten

worden waren. Diese Zahlen können also als Controlle für unsere jetzt zu beschreibenden Versuche herangezogen werden.

Ich säete die Samen am genannten Tage in Keimschüsseln aus und liess die Keimung Anfangs im Dunkeln bei etwa 22° C und in feuchter Luft stattfinden. Sobald Licht für das Ergrünen erforderlich war, kamen sie dicht unter Glas im Gewächshaus, dessen Fenster nach Süden gerichtet sind. Nach siebzehn Tagen hatten die Pflänzchen das zweite Blatt entfaltet und wurden die fünfzig kräftigsten unter ihnen einzeln in Töpfe von 10 cm gepflanzt. Die Erde in den Keimschüsseln war nicht gedüngt, die Erde in den Töpfen war beste Gartenerde, der pro Liter etwa 20 Gramm meines Düngergemisches zugesetzt war. Letzteres besteht für Töpfe aus gleichen Theilen von getrocknetem Rinderguano und gedämpftem Hornmehl. In drei bis vier Wochen bildeten die Pflänzchen kräftige Rosetten von Wurzelblättern. Sie wurden Nachts und bei schlechtem Wetter unter Glas gehalten und standen an einem möglichst sonnigen Platze. Mitte Juni wurden sie, ohne die Töpfe, aber auch ohne die Erdballen zu zerbrechen, auf einem stark gedüngten Beete in Entfernungen von etwa 25 cm ausgesetzt. Nach zwei weiteren Wochen bedeckten sie den Boden des Beetes nahezu vollständig.

Anfang Mai des nächsten Jahres fingen sie an zu blühen. Es waren im Ganzen 50 Exemplare. Von diesen hatten 43 einen verbänderten Blüthenstiel, also etwa 86 %, oder mehr als doppelt so viel als in den früheren Versuchen, bei gewöhnlicher Gartenbehandlung.

Der verbänderte Stiel hatte in den meisten Fällen eine Breite von 1—2 cm; 4 Pflanzen hatten das Herz der Rosette gespalten und trugen je zwei verbänderte Stiele. Die fünf besten wiesen eine Breite von 3,0—3,0—3,5—4,0 und 4,3 cm auf, sie waren also mit den schönsten im Freien aufgefundenen Fasciationen nahezu gleichwerthig.

III. *Geranium molle fasciatum.*

Diese einjährige Winterpflanze ist durch ihre sympodialen Verbänderungen ausgezeichnet[1]). Bei mangelhafter Ernährung zeigt sie diese nur in geringem Grade, wie auch namentlich meine Culturen in den ersten Jahren meiner Rasse lehrten. Ueber den Einfluss verspäteter Aussaat habe ich 1892 einen directen Versuch angestellt.

---

1) *Opera V,* p. 448.

Die Aussaat fand am 27. August 1892 statt. Es wurden zwei Beete von je 2 Quadratmetern nach Düngung mit Rinderguano besäet mit dem Samen einer schön fasciirten Pflanze, der im Juni desselben Jahres geerntet worden war. Die Saat keimte reichlich und gut; die Rosetten waren aber, als der Winter sie überfiel, nur klein, und es unterlagen dem zu Folge viele Exemplare dem Froste. Ende Juni des nächsten Jahres war die Blüthe beendet, die Stengel 20—30 cm lang, während die des sofort zu erwähnenden Controll-Versuches 50—60 cm Länge erreichten. Ich zählte im Ganzen 75 Pflanzen; unter diesen hatten nur drei je einen resp. zwei verbänderte Stengel.

Als Controlle diente eine Cultur aus dem Samen, welcher von der Mutterpflanze im Juni auf den Boden gefallen war und ohne Düngung, aber früh im Sommer, gekeimt hatte. Vor Eintritt des Winters waren die Rosetten gross und kräftig, sie blühten dem entsprechend äusserst reichlich und lieferten auf einem Beete von kaum 1 Quadratmeter Grösse viele Hunderte von fasciirten Blüthen und Stengeln.

Zu bemerken ist schliesslich, dass man eine Herbstaussaat dieser Pflanze doch noch zu schönen, wenn auch nicht im höchsten Grade zahlreichen Fasciationen bringen kann, wenn man sie tüchtig und wiederholt düngt. Ich erreichte dieses z. B. mit einer am 11. September gemachten Aussaat durch Düngung mit Hornmehl, Guano und Rinderguano und durch wiederholte Kopfdüngungen mit Salpeter gegen Ende des Winters.

Nur ist zu beachten, dass die Stickstoffdüngung dem sogenannten Holzigwerden der Pflanzen nachtheilig ist und dass dem zu Folge auf zu stark gedüngten Beeten oft sehr viele Exemplare im Winter sterben.

Einfluss der Lage. Ein Beet meines Versuchsgartens, welches sich bis 12 Uhr im Schatten eines Hauses befindet und also nur am Nachmittag von der Sonne beschienen wird, wurde mit einem anderen, an sonnigen Tagen den ganzen Tag über besonnten Beete verglichen.

Düngung, Samenprobe, das Quantum Samen und die Anzahl der geschonten Pflanzen pro Quadratmeter, sowie die Aussaatzeit waren dieselben.

Die Aussaat fand am 10. Juli 1894 statt mit vor wenigen Tagen geernteten Samen meiner Rasse. Als Dünger wurde, aus dem oben genannten Grunde, nur getrockneter Rinderguano gegeben. Es wurden etwa 25 Pflanzen pro Quadratmeter geschont. Das be-

schattete Beet hatte etwa die dreifache Grösse (± 6 Quadratmeter) von der des sonnigen Beetes.

Im Juni 1895 standen die Pflanzen mit reichlicher Verzweigung in voller Blüthe. Das beschattete Beet hatte viele schwache Pflanzen mit wenigeren und kürzeren Stengeln.

Die Pflanzen wurden sämmtlich ausgerodet und genau auf ihre Verbänderungen untersucht. Viele Stengel trugen zwei oder mehr verbreiterte Internodien mit eben solchen Endblumen, solche Stengel wurden aber wie jene mit nur einer verbreiterten Blüthe für je eine Fasciation gerechnet.

Es befanden sich auf dem beschatteten Beete (A.) und auf dem unbeschatteten (B.):

	Pflanzen.	Mit Fasciation,	oder in Proc.
A.	166.	97	59 %
B.	53.	45	85 %

Es war also ein ganz bedeutender Unterschied zu Gunsten der sonnigeren Lage zu beobachten.

Die Exemplare mit verbänderten Stengeln trugen deren je 1—12 auf dem beschatteten Beete und je 1—21 auf dem sonnigen Standorte. Die ganze Anzahl der verbänderten Stengel betrug:

		Pro Quadratmeter.	Pro Pflanze.
A.	265.	44.	2,8.
B.	237.	118.	5,3.

Das besonnte Beet war also in jeder Hinsicht viel reicher an Verbänderungen, als das am Vormittag beschattete. Namentlich ist hervorzuheben, dass es pro Quadratmeter mehr als die doppelte Anzahl von Verbänderungen hervorgebracht hatte.

Folgerungen und Erweiterungen.

1. In verbänderten Rassen zweijähriger Arten kann die Variation sich bereits im ersten Jahre, also in der Rosette von Wurzelblättern, zu zeigen anfangen. Die Herzblätter der Rosette ordnen sich in abnormaler Weise, indem der Vegetationspunkt zu einer Vegetationslinie (Herzlinie) auswächst. Der Stengel wächst dann im zweiten Jahre mit der vollen Breite der Herzlinie empor.

2. Zum Eintreten der Variation in der Rosette ist ein gewisses Alter erforderlich. Es betrug dieses in meinen Versuchen mit *Crepis biennis fasciata* bei normaler Cultur etwa 4 Monate. Das heisst, dass die Abweichung nach dieser Zeit an den unverletzten Pflanzen sichtbar wurde. Sie wird selbstverständlich viel früher angelegt,

wie viel früher lässt sich aber jetzt noch nicht entscheiden. *Taraxacum officinale fasciatum* erforderte für das Sichtbarwerden der verbreiterten Herzlinie etwa 5 Monate.

3. Haben die Rosetten beim Eintritt der Winterfröste dieses Alter nicht erreicht, so treiben sie im zweiten Jahre (falls sie nicht gar zu jung sind) normale Stengel und werden die Pflanzen somit zu Atavisten. Bei Pflanzen, welche das fragliche Alter fast erreicht haben, können noch Spuren der Abweichung am Stengel auftreten, z. B. Verbänderung im Gipfel (*Crepis*). Auch an den Seitenzweigen kann an atavistischen Stämmen die Abweichung noch auftreten.

4. Am Erreichen des fraglichen Alters wurden die Rosetten in meinen Versuchen verhindert durch zu späte Aussaat (*Crepis, Taraxacum, Geranium*), durch Dichtsaat (*Crepis*), durch Cultur auf magerem Sandboden (*Crepis*), durch mangelhafte Düngung (*Crepis*) oder durch unzureichende Besonnung bei schattiger Lage (*Geranium*).

5. Je länger die Pflanzen nach dem Eintreten der Variation im Rosettenstadium verbleiben, um so schöner und vollständiger pflegt die Abweichung im zweiten Jahre am Hauptstengel entwickelt zu sein. Es tritt dieses namentlich bei *Crepis* klar hervor, wo die Herzlinie in der Rosette im Laufe einiger Monate allmählich länger wird und wo der Stengel mit derjenigen Breite empor wächst, welche die Herzlinie beim Anfang des Schiessens erreicht hatte. Durch Topfcultur im Frühjahr unter Glas kann man die Aussaatzeit bedeutend verfrühen und die Keimung beschleunigen, namentlich in gut gedüngter Gartenerde. Man sichert den Pflanzen dadurch ein kräftiges Wachsthum und ein längeres Leben als Rosette und erhöht dadurch namentlich die Aussicht auf schön ausgebildete Verbänderungen (*Crepis, Taraxacum*).

6. In allen diesen Beziehungen verhalten sich die verschiedenen von mir studirten Rassen genau in derselben Weise, trotzdem sie sehr verschiedene Typen vergegenwärtigen. Namentlich ist hervorzuheben, dass *Geranium molle* eine einjährige Winterpflanze ist, dass ihre Hauptachse bis jetzt keine Verbänderungen aufwies und dass diese nur in den seitlichen Blüthenstengeln beobachtet werden. Dazu kommt, dass letztere, als Sympodien, einen ganz eigenthümlichen Fasciationstypus besitzen.

Taraxacum officinale ist eine perennirende Pflanze, deren primäre Achse nach der Rosette zum Stiel des Endköpfchens wird, ohne einen eigentlichen Stengel zu bilden.

Trotz dieser zahlreichen und eingreifenden Verschiedenheiten

ist die Ausbildung der Monstrosität doch überall genau in derselben Weise vom erreichten Alter der Rosette abhängig.

Es deutet dieses auf eine ganz allgemeine Beziehung zwischen Alter und Variabilität hin. Und dass dabei das Alter nicht einfach nach Wochen oder Monaten, sondern nach dem erreichten Grade individueller Kraft zu beurtheilen ist, lehren die Versuche über Dichtsaat, Sandcultur und Düngung ganz unzweideutig.

7. Mit meiner gedrehten Rasse von *Dipsacus sylvestris* habe ich eine Reihe von Culturversuchen ausgeführt, welche den hier beschriebenen im Wesentlichen parallel verlaufen. Ich werde diese an einer anderen Stelle ausführlich schildern, möchte aber hier darauf hinweisen, dass sie zu genau denselben Ergebnissen führen. Auch hier fängt die Abänderung mit dem Eintreten der spiraligen Blattstellung bereits im ersten Jahre, in den Rosetten, an. Wie bei *Crepis* ist dazu aber ein gewisses Alter erforderlich, welches auch hier etwa vier Monate beträgt. Haben die Pflanzen beim Eintritt des Winters dieses Alter nicht erreicht, so bilden sie im nächsten Frühjahr, wenn sie nicht gar zu jung waren, dennoch Stengel, diese bleiben aber entweder normal, oder zeigen die Torsion nur spurweise, oder nur in ihren Seitenzweigen. Am Erreichen dieses Alters konnten die Pflanzen durch die nämlichen schädlichen Einflüsse verhindert werden, wie bei den Versuchen mit verbänderten Rassen, so z. B. durch zu späte Aussaat, durch zu dichte Saat, durch Cultur auf magerem Sandboden, durch mangelhafte Düngung oder durch unzureichende Besonnung bei schattiger Lage.

8. Auch die fasciirten Rassen von Arten, welche theils in einjährigen, theils in zweijährigen Individuen vorkommen, verhalten sich äusseren Einflüssen gegenüber ähnlich wie die hier beschriebenen.

Ich führe als Beispiele *Aster Tripolium*[1]), *Oenothera Lamarckiana*[2]) und *Picris hieracioides*[3]) an. Die am schönsten verbänderten Stengel erhält man hier nur, wenn man die Umstände derart wählt, dass die Verbreiterung schon im Herzen der Rosette anfängt, ähnlich wie bei *Crepis*. An einjährigen Individuen aber ist oft nur die obere Hälfte des Stengels, bisweilen sogar nur die äusserste Spitze verbändert. Düngung, weiter Stand und Besonnung aber haben hier im Grossen und Ganzen genau denselben Einfluss wie bei den vorhin beschriebenen Versuchen.

---

1) *Opera V*, p. 448.
2) l. c. p. 457.
3) *Opera VI*, p. 12.

Eine ausführliche Besprechung der einschlägigen Culturen hoffe ich an anderer Stelle zu geben.

9. Aehnliche Erscheinungen habe ich auch sonst in meinen Culturen mit anderen Arten mehrfach beobachtet. So bildet z. B. *Artemisia Absynthium* im Jahre der Keimung keine Rosette, sondern einen etwa 20—30 cm hohen Stengel; diesen sah ich sich nicht verbändern, wohl aber seine Fortsetzung im zweiten Jahre, als die Pflanze so viel kräftiger geworden war und sich zur Blüthe anschickte.

An einer tricotylen Pflanze von *Acer Pseudo-Platanus* trat Verbänderung im Hauptstamm erst auf, als der junge Baum ein Alter von drei Jahren erreicht hatte. Auch in diesen beiden Fällen zeigt sich somit die Abweichung erst nach dem Erreichen eines gewissen Alters, resp. eines gewissen Grades individueller Kraft.

10. In Bezug auf die Cultur von Monstrositäten ist somit zu empfehlen, die Pflanzen zu möglichst kräftiger Entwickelung gelangen zu lassen. Möglichst frühe Aussaat auf dem Felde oder Aussaat in Keimschüsseln und Töpfen unter Glas im März oder April, guter nicht zu dichter Boden, starke Düngung, namentlich mit stickstoffreichem Dünger (Hornmehl) sind die ersten Bedingungen. Daran schliesst sich eine sonnige Lage und ein freier Stand der einzelnen Individuen. Diese dürfen nie gruppenweise aufwachsen, sondern sind durch Ausjäten stets zu vereinzeln und in solchen Entfernungen zu halten, dass sie einander kaum oder wenigstens nicht allseitig berühren. Nach meiner Erfahrung hat man um so grössere Aussicht auf zahlreiche und schön ausgebildete Abweichungen, je freier die Pflanzen stehen, je weniger Individuen man also auf dem Quadratmeter zieht. Vorausgesetzt natürlich, dass diese den Boden annähernd bedecken und dass nicht etwa Lücken übrig bleiben.

Aber wie günstig man seine Culturen auch gestalten mag, stets bleibt man in hohem Grade abhängig vom Wetter, welches das eine Jahr den Erfolg in weit höherem Grade begünstigt als das andere. Auf constante Zahlen darf man somit nie hoffen.

(Botanisches Centralblatt, Bd. LXXVII, 1899, S. 289.)

ON BIASTREPSIS IN ITS RELATION TO CULTIVATION.

In his very suggestive volume 'Materials for the Study of Variation, treated with especial regard to Discontinuity' (1894) Mr. W. Bateson says (p. 574), with regard to the relation of the study of variations to the great questions of the origin of species and the operation of natural selection: 'The only way in which we may hope to get at the truth is by the organization of systematic experiments in breeding, a class of research that calls perhaps for more patience and more resource than any other form of biological inquiry. Sooner or later such investigation will be undertaken and then we shall begin to know.'

It is hardly necessary to point out that such experiments in breeding can be much more easily carried out with plants than with animals, especially when it is necessary to have a large number of individuals under observation. This is the case at present, since selection is the chief point at issue, so that the validity of the conclusions to be drawn depends mainly on the number of the individuals in each experiment. In the case of plants it is a simple matter to raise several hundred individuals and to retain but a few as the parents of the succeeding generation; it is a much more complicated and costly affair to do this in the case of animals. Moreover, it is easy to cultivate plants under quite natural conditions, whilst the breeding of rats and mice or moths or other insects, for experimental purposes, can only be carried on under conditions which are far from being natural and which cannot be said to be favourable to the normal development of the animals. On these and other similar grounds breeding experiments relating to inheritance and variation can be most satisfactorily instituted with plants.

For more than ten years I have been occupied with experiments of this nature. The object which I have had in view is to study the effect of selection under the most favourable conditions in producing breeds and varieties, on the one hand; and, on the other, the influence of various external conditions upon the production and further development of these variations.

In the course of such experiments the important distinction to be drawn between *individual* and *partial* variations becomes at

once apparent. The former are deviations from the type which show themselves, though not necessarily in a uniform degree, in all the homologous members of the body of an individual, as, for instance, a variation in colour of the flowers or the fruits. The latter are manifested in but few members; thus only a single leaf or flower may exhibit some special peculiarity. I have also found that the partial variations are in a much higher degree dependent upon external conditions than are the individual variations; hence the former are more useful than the latter as a means of studying the effect of external conditions.

Amongst the partial variations fasciations and twistings of the stem are especially serviceable for this purpose. These phenomena used to be regarded as accidental monstrosities, but I have shown by breeding experiments that they are hereditary[1]). They are typical examples of partial variation; on each sufficiently branched individual some of the branches are normal; the normal branches are in fact usually more numerous than the abnormal.

A few years ago I showed, in *Crepis biennis*, what results can be obtained by means of selection and cultivation in the case of fasciation[2]); and in an earlier work[3]) I demonstrated that from a few

1) Ueber die Erblichkeit der Zwangsdrehungen, *Opera V,* S. 159; also, Monstruosités héréditaires offertes en échange aux Jardins Botaniques, *Opera VI,* p. 1. — [Note. The expression 'twisting of the stem', used above in the text, is intended to render into English the term 'Zwangsdrehung', applied to this abnormality by Al. Braun (Monatsber. d. k. Akad. in Berlin, 1854), for which there is no recognized English equivalent (see Masters, Vegetable Teratology); it might perhaps be well to adopt the term 'biastrepsis', proposed by Schimper (Flora, 1854, p. 75). The addition of a brief description of this 'Zwangsdrehung' or 'biastrepsis', in its characteristic form, may be of use to the reader. It occurs only in plants, the shoots of which have opposite or whorled leaves; the phyllotaxis becomes spiral instead of verticillate, the successive leaves of the spiral being connected by their bases. The effect of this cohesion of the leaf-bases is to prevent the normal elongation of the internodes, which therefore become spirally twisted and often much dilated and otherwise monstrous in form. When, as is sometimes the case (e. g. *Dipsacus*), the stem is hollow, the pith-cavity is normally interrupted by diaphragms at the successive nodes; but in the twisted stems the pith-cavity is continuous, the diaphragms of the normal stem being represented by a rib projecting into the pith-cavity and following the course of the leaf-spiral. — Ed.]

2) Sur les courbes Galtoniennes des monstruosités, *Opera V,* p. 570.

3) Monographie der Zwangsdrehungen, *Opera V,* p. 232. See also, 'Eine Methode Zwangsdrehungen aufzusuchen', p. 478, and 'Bijdragen tot de leer van de Klemdraai', p. 407.

isolated individuals of *Dipsacus sylvestris* with twisted stems a breed can be produced by selection, such that the abnormality recurs annually in a larger or smaller number of the plants raised from seed.

Such hereditary breeds or races afford the best material for comparative investigation of the conditions upon which the development of abnormalities depends. According to circumstances each successive generation is richer or poorer in so-called 'heirs'; that is, in individuals which manifest the monstrosity. If the breed is in itself poor in heirs, that is, if it shows, even after careful annual selection of the seed-producers, only a small percentage of monstrous individuals, it is one which is obviously not suitable as material for such an investigation; but if, on the contrary, under normal conditions, say one-third of the progeny show the variation, whilst the remainder are atavistic, it may be anticipated that changes in the external conditions will manifest their influence by causing fluctuations in this percentage.

On this principle are based the investigations which I purpose to describe in this paper and which were almost exclusively carried out with my twisted breed of *Dipsacus sylvestris*, after this had attained in the fourth generation a degree of heredity exceeding 30 per cent.

The publication of the results which I have obtained during the last six or eight years has, furthermore, a practical object. I am convinced that the cultivation of this twisted breed, if generally adopted, would afford an easy means of investigation. Since I showed that monstrosities in plants are, as a rule, hereditary and more particularly that twisted forms can be cultivated in Botanic Gardens as hereditary breeds, investigations have, as a matter of fact, been made in various places. But it has become apparent that the cultivation of such breeds is not so simple a matter as it appeared to be at first. Whilst some botanists have succeeded in raising from seeds obtained from me as striking and as numerous monstrous specimens as I myself, others have been less successful.

The cultivation of plants having twisted branches, fasciations, etc., makes greater demands on the gardener than that of normal plants of the same species. These monstrosities are, in the first place, only partial and not individual variations; certain parts only of the body deviate from the type in the given direction. Some parts only show the abnormality, and in the case of twisting (biastrepsis) it

has so far been observed to extend over a larger or smaller area of the main stem or of the branches.

Individual variations are obtained pure from pure seed; the conditions of germination and of subsequent cultivation have no effect upon this. Hence their cultivation does not involve anything more than that of the species to which they belong. However, it often happens that the seed, obtained by exchange or by purchase, is not quite pure and therefore selection by weeding out may have to be exercised. Partial variations, on the other hand, depend almost as much upon the cultivation as upon the seed. The purest seed is no absolute guarantee for a satisfactory batch of seedlings, unless the treatment has been appropriate. Then again, in the more familiar breeds, rarely more than one-third of the individuals exactly reproduce the abnormality, the others reverting more or less completely to the type.

With regard now to the raising of plants with partial variations. The seed must, of course, be taken from those members of each generation which show the abnormality (twisting, fasciation, etc.) in the highest degree. The plants selected as seed-bearers must be isolated before flowering, either by digging up all the rest or by removing all their flower-buds. In their cultivation the following points must be regarded. In the first place the sowing must be made at the proper time, usually in April; it is best to sow in pans under glass. The seedlings should be pricked out when they have developed the second leaf and should either be planted out at once in their ultimate position or be kept singly in pots for a few weeks (pots of 8–10 cm., or 3 in., are the best). Further, most monstrous plants require an open, sunny situation, plenty of space and much manure. The attempt should not be made to grow the plants in a shady place; sometimes it may be successful, but the result is very uncertain. The plants should, from the very beginning, be planted so far apart that they do not touch or overshadow each other at all, or at least not until they have grown so far that the monstrosity has made its appearance. The amount of manure required obviously depends upon the nature of the soil, but it can hardly be given in excess. I made use of dried cow-dung, so-called cattle-guano, and horn-meal (crushed and steamed horns and hoofs) and gave ½–1 kilog. of this mixture to every square metre of soil. The seed-pans must not be manured at all, otherwise *Botrytis cinerea*, the great enemy of all special cultures, will be developed.

I propose to describe now a series of experiments, all of which

were made with my twisted breed of *Dipsacus sylvestris.* As I have already remarked, this breed, with proper treatment, gives a progeny 30–40 per cent. of which have wellmarked twisting of the main stem, besides other individuals which show less marked twisting of the branches and others again which have their leaves in whorls of three. If, however, the treatment is unsatisfactory as regards any one of the essential conditions mentioned above, this high percentage of monstrous forms is not obtained; there may, in fact, be none at all.

The scientific results of my experiments may be summed up by saying that *Biastrepsis, especially in the case of* Dipsacus sylvestris, *is in a high degree dependent upon the conditions which obtain during and subsequently to the germination of the seed. Conditions which favour the vigorous development of the plants promote also the size and the number of the portions of the main stem and of the branches which show the twisting.*

The practical result of my experiments is, I consider, the recognition of the fact that the cultivation of monstrosities should either be carried out strictly according to rule or not be attempted at all. Without the requisite care the attempt only results in doubt being cast upon the goodness of the seed and the hereditary properties of the breed.

I treat of the subject under the following heads: —

A. The normal cultivation of the breed.
B. The influence of space.
C. The influence of the soil.
D. Summer-sowings.
E. Autumn-sowings in the open.
F. Autumn-sowings under glass.
G. Cultures in other Botanic Gardens.

A. The normal cultivation of the breed.

In my monograph on the subject (1891), to which allusion has already been made, I have given an account of the morphology of biastrepsis in *Dipsacus sylvestris* and of the means by which I obtained the hereditary breed. I was then in a position to report upon the first four generations of this biennial; I now give the results of my observations on the subsequent generations.

My breed was derived from two individuals with a twisted main

stem, which made their appearance among plants obtained from a sowing in 1884. Before they flowered, all the other individuals had been removed. From the seed of these two I obtained the *second generation* in 1886. At that time I was unaware of the special conditions essential to the successful cultivation of these plants and, doubtless on this ground mainly, I found only two twisted individuals among about 1650 seedlings. Both of these flowered in isolation and bore seed abundantly. From this seed the *third generation* was raised in 1888–9, consisting of about the same number of plants, among which were sixty-seven with twisted stems, that is, about 4 per cent. of the total number. The seed-bearing plants selected were flowered in isolation.

The seed for the *fourth generation* was sown, in part, in 1890 and gave about 10 per cent. of twisted individuals, which, owing to an accident, could not be used for the propagation of the breed. The remainder of the 1888–9 seed was therefore sown in 1891, and, with a better knowledge of the requisite conditions, I obtained 34 per cent. of twisted individuals, a percentage which has been approximately maintained, but not materially exceeded, in subsequent generations.

The improvement in the method of cultivation was essentially this, that more space was allowed to the young plants from the very beginning. In the two previous generations about fifty individuals were grown to the square metre; in this generation the number was reduced to about twenty-five by the repeated weeding-out, during the month of June, of all superfluous plants so soon as they began to touch one another.

The sowing on the beds was done in the middle of May 1891. At the beginning of October I found that about half a dozen plants in every hundred had spiral phyllotaxis within the dense rosette; and at the beginning of November I had rather more than half of the plants removed as being undoubtedly normal and atavistic. Towards the end of May 1892, when the shoots were being vigorously pushed up, the plants were finally gone over and counted. Including the figures for the previous November, I obtained the following result for the whole sowing: —

Twisted stems	37 = 34 %
Stems with $^1/_3$ phyllotaxis	12 = 11 %
Normal (atavistic)	58 = 55 %
Total	107

It is of importance to remark that the number of twisted individuals had increased, with the larger space, not merely relatively in percentage but absolutely per square metre. In the third generation there were fifty plants to the square metre of which 4 per cent. (1–7 per cent.), or about 1–4 plants, were twisted: in the fourth generation I had four square metres with thirty-seven twisted individuals, that is, about nine to the square metre.

I selected from this bed the seven best plants as seed-bearers, all of them having local biastrepsis in some of the branches, and I isolated them before flowering.

The *fifth generation*, 1893–4, gave less favourable results: it yielded only 20 per cent. of twisted main stems. In this case I had not, as previously done, sown the seed on the beds, but in pans standing in the greenhouse of my laboratory. This method has since proved itself to be the more convenient and certain and it was adopted with both the succeeding generations.

The seed harvested in September 1892 was sown in the middle of March 1893. About the middle of April the best seedlings were transplanted singly into 10 cm. pots, containing well-manured loam; and about the middle of May they were planted out in the beds at about the same distance from each other as in the previous experiment (twenty-two plants to the square metre). In the next year all the shoots shot up and, on counting them, the following results were obtained: —

	A	*B*	%*A*	%*B*
Twisted main stem	5	2	20	10
Phyllotaxis $^1/_3$	1	1	4	5
Normal (atavistic)	19	17	76	85
Total	25	20		

A and *B* are two groups of plants grown from seeds specially collected from two of the 1892 seed-bearers.

The number of plants is obviously too small to admit of attaching much importance to the percentages obtained.

In the autumn of 1894 the seed of the four best plants, which had been isolated from the rest, was harvested.

The *sixth generation*, 1895–6, yielded a much more satisfactory result, viz. 42 per cent. of individuals with twisted main stems; a result which was due, in part at least, to the greater distance of the plants from each other, the other conditions of cultivation being as before. The seed of 1894 was sown about the middle of March 1895

in pans kept in the greenhouse, the seedlings being transplanted into pots early in April and planted out in the beds at the beginning of May. But there were only thirty-three plants to four square metres, that is about eight to the square metre. At the end of October I found that fourteen of the leaf-rosettes showed spiral phyllotaxis in the centre, seven showed $^1/_3$ phyllotaxis and twelve were normally decussate; that is, 42 per cent. had spiral and 21 per cent. $^1/_3$ phyllotaxis and 36 per cent. were decussate. In May 1896 I confirmed this result and then all but the spiral plants were weeded out. The six most strongly twisted individuals were selected as seed-bearers and were isolated before flowering.

The *seventh generation*, 1897–8, was raised in much the same way. The seed of 1896 was sown in the greenhouse on May 5, 1897; the seedlings were potted off, and about the beginning of July they were planted out, seventy in all, in the beds, sixteen plants to the square metre.

At the end of May 1898 I found that these consisted of —

Plants with	twisted stems	32 = 46 %
,,	$^1/_3$ phyllotaxis	21 = 30 %
,,	normal decussate	17 = 24 %
	Total	70

The proportion of stems in which the twist was to the left or to the right respectively was maintained unaltered in this generation, there being usually about an equal number of the two kinds, as shown in the following table: —

3rd generation,	1889	29 right	27 left
4th ,,	1892	21 ,,	33 ,,
7th ,,	1898	14 ,,	17 ,,

The whole history of the breed may be summarized in a tabular form as follows: —

Generation.	Sowing.	No. of plants.	No. to square metre.	Percentage of twisted stems.
1. 1884–5	Bed	—	—	—
2. 1886–7	,,	1643	—	0·1
3. 1888–9	,,	1616	35	4
4. 1891–2	,, May 15	107	25	34
5. 1893–4	House, Mar. 17	45	22	10–20
6. 1895–6	,, Mar. 11	33	8	42
7. 1897–8	,, May 5	70	16	46

Whilst at first a large number of plants, crowded together, were used with imperfect success, in the later years fewer plants with plenty of space have afforded much more satisfactory results. This improvement is due in part to the more favourable cultural methods, in part to the continuous selection; it is impossible in this case, as usually in other such cases, to discriminate between the effects due to these two causes respectively. It will, however, be shown in the next section that the better cultural methods were of considerable importance in bringing about the result.

B. *The influence of space.*

The condition most essential to the successful cultivation of these twisted plants is that each plant shall have sufficient room in which to develop freely; the plants must neither touch nor overshadow each other. This result is clearly indicated by the various cultures previously described.

It is instructive, in connexion with this point, to compare the plants growing on the borders of a bed with those growing in the middle. Whenever the space becomes insufficient, the twisted stems are mostly or even entirely confined to the plants growing on the borders: this was the case in the second and third generations, when there were about fifty plants to the square metre. On the other hand, the occurrence of spiral rosettes in the plants on the borders and the absence of them from those in the middle of the bed, is one of the best indications whether or not the plants have sufficient space allotted to them.

In order to demonstrate in a simple manner the truth of the above statement, I instituted the following experiments.

In 1889 seeds, obtained from the second generation in 1887, were sown on two neighbouring beds and in the same manner. When, in June, the plants began to touch each other, they were not thinned out to an equal extent; on the one bed 300 plants were left, on the other 540. As each bed had an area of twelve square metres, there were in the one case twenty-five plants to the square metre, in the other forty-five. On examining the elongated shoots in May of the following year the results, which were widely different in the two cases, were —

Bed, 25 plants to square metre	6 % twisted stems.
,, ,,	5 % phyllotaxis $^1/_3$.
Bed, 45 plants to square metre	1 % twisted stems.
,, ,,	1 % phyllotaxis $^1/_3$.

I made a second experiment, in which the plants were still more crowded together. In the first summer I allowed 136 plants to grow on a bed of 2.1 square metres area, that is, sixty-five plants to the square metre. In order to eliminate the effect of the border-position, I surrounded the bed with a margin of plants placed about as closely as the others, but these marginal plants were not subsequently counted in with the others. When I examined the rosettes in the following February, no trace of spiral arrangement could be detected. A control-experiment, with sixty-two plants from the same seed, but planted twelve to the square metre, gave 10 per cent. of individuals with twisted stems.

Hence lack of sufficient space can entirely prevent biastrepsis from making its appearance.

A similar result was obtained with regard to the exposure of the beds. Shade, whether of trees or other objects, is always prejudicial; a good proportion of twisted stems can only be obtained when the plants are grown in an open situation fully exposed to the sun. Thus, in 1890, a sowing in the shade of a tree gave only 3 per cent., whilst another quite similar sowing, but with full exposure to the sun, gave 7 per cent. of plants with spiral phyllotaxis.

The time for sowing the seed, whether in the open or in pans in the greenhouse, varies from March to the beginning of May. The time and mode of sowing seems to be of little or no importance as compared with the requirement of sufficient space.

When sowing in the open, about 3–5 c.cm. of seed per square metre should be used, containing 200–300 seeds. Of these only a portion will germinate, and of these some are lost or are weeded out, so that eventually only about 20–25 plants result. On the other hand, seeds sown in pans kept in the greenhouse nearly all germinate; the seedlings are very uniform and can be potted off without any selection. The latter method therefore yields by far the more reliable figures of the two.

In weeding out the seedlings obtained by sowing in the open, either the most vigorous plants may be left, or no attention may be paid to this point; but the result is materially influenced by the course pursued, for the weaker plants are much less likely than the vigorous to show twisting. They are plants which apparently have been badly nourished, either in the seed-stage whilst still on the parent, or during or after germination. I made an experiment on this point in 1888–9. In June 1888 I planted two similar beds, each of 12 square metres area; the one with 360 very vigorous plants, the other with 410 weakly plants, from seeds of the same parent.

The weakly plants were small and therefore required less space. When the plants shot up in the following year, the one bed gave 8 per cent., the other only 3 per cent. of twisted stems.

C. *Influence of the soil.*

The richer the soil and the more vigorous the plants, the better is the prospect for a high proportion of twisted stems.

In the year 1891, in addition to the culture on good loose soil (see p. 158), I had a control-experiment on poor hard ground. The good soil was manured with 2 kilog. of guano and dried cow-dung per square metre; the poor soil received only one-eighth of a kilog. of guano per square metre; the treatment in other respects was identical. The result was —

On the good manured soil	34 %	twisted stems
On the poor soil	14 %	,, ,,

In very poor soil the proportion of twisted stems may sink to nothing. I made an experiment of this kind in 1894 with a bed which consisted, to a depth of half a metre, of nothing but sand. For seed I used two samples, gathered in 1891 and 1893, which gave, in control-experiments, 10 per cent. and 25–30 per cent. of individuals with spiral phyllotaxis; half a bed (4 square metres) was sown with each of the samples. The seeds were covered with garden-soil in order to ensure germination. The two half-beds gave respectively 94 and 124 plants, that is 24 and 31 per square metre, which, as they were for the most part small, only touched each other here and there. The plants were examined in May 1895 and it was found that, without exception, the phyllotaxis was decussate.

This is a convenient opportunity to direct attention to a circumstance which has hitherto been insufficiently recognized in comparative experiments with plants: I refer to the inequality of external conditions as regards the individual seedlings growing on one and the same bed. This inequality is much greater than might be supposed, especially during germination. It is a familiar fact that the seeds of a sowing do not all germinate simultaneously; and those which germinate on a sunny day in moist soil are at a great advantage as compared with those which germinate in dry soil or on a dull day. The unevenness of the surface of the soil leads to some spots being dry and others relatively moist, and germination is so much expedited in the latter that the seedlings are often found growing in scattered groups. The mixture of the soil with the manure is not uniform, even when the greatest care is taken; and this leads

to an unequal distribution of moisture in the soil, especially when fresh farmyard manure is used. Then again, injury by birds or insects gives rise to great differences among the seedlings. All these various conditions have as their result that the young plants, after germination is over, soon show striking differences in development. According to the goodness or badness of the weather in the course of the summer, these differences either become more marked or they tend to disappear. And then, if the plants are crowded so as to touch each other, the existing differences become accentuated, the more vigorous developing rapidly at the expense of the weaker.

Much more in the same strain might be added: but what has been said suffices to prove that the individual differences between plants growing on the same bed are mainly caused by the inequality of the conditions under which they have been developed. If now the most vigorous and best-developed individuals be selected as seed-bearers, it is almost certain that they are those which have been the most highly nourished throughout their lives. Selection in this case means the selection of the best-nourished.

It would appear to be quite permissible to extend this conclusion to the case of biastrepsis. During the ripening of the seeds, during their germination, and then during their subsequent development, the individuals of the same sowing of the same seed are exposed to very different conditions of life, although every effort may have been made to secure uniformity in this respect. And it is these differences of external conditions which determine which and how many of the seedlings shall develop twisted stems, the seedlings belonging, of course, to the proper hereditary breed.

The plants with the most strikingly twisted stems which are selected as the seed-bearers are thus generally those which have been the most highly nourished. And as this mode of selection is pursued in successive generations, so the best-nourished plants have for many years had the bestnourished individuals as their ancestors. Thus the influence of nutrition accumulates as the generations succeed each other.

I may add that I have made similar observations in the case of other plants and of other types of monstrosities.

D. Summer-sowings.

The sowings associated with the observations which have been already given were made between the beginning of March and the middle of May, and the particular time of the sowing was without

influence upon the percentage of twisted stems. Under proper treatment the plants come on so vigorously in the course of the summer that whatever differences may have originally existed gradually disappear, so that they cannot be detected in the winter or in the second summer after the sowing has taken place.

Dipsacus sylvestris torsus is strictly biennial. In spite of careful observation I have been unable to discover any annual individuals. I obtained seeds of *D. sylvestris* from various Botanic Gardens and made large sowings, but in no case did an annual form occur. This is the more remarkable since most biennials (such as *Beta*, *Daucus*, *Oenothera*) produce numerous individuals which 'bolt,' from which an annual breed can easily be raised. Under these circumstances the question arises: What would be the effect of sowing the seed, not in the spring, but in summer or in autumn? and I have endeavoured to find an answer to this question by the experiments of which the following is an account.

Seeds were sown in the summers of 1892 and 1893, at the beginning of June, at the end of July and in the middle of August. The seed used belonged to the fourth or fifth generation of my breed which had already attained 34 per cent. of twisted main stems. The chief result was that the plants obtained by summer-sowing regularly developed their shoots in the following year; but, with the exception of a single individual of the June sowing, the stems were not twisted. The details of the various cultures are as follows: —

Sowing of June 1, 1893. The seed was that of 1892, from a crop which contained 34 per cent. of twisted stems; it was sown in rows on the bed. The seedlings came up regularly; and up to October superfluous plants were weeded out so soon as they began to touch one another. About twenty plants per square metre remained, so that the condition of space was very favourable (see p. 160); there were 179 plants in 9 square metres. In May 1894 all the rosettes shot up without a single exception. As soon as the phyllotaxis of the shoot could be made out, the plants were examined. One stem was found to be characteristically twisted, another had three-leaved whorls, whilst all the others had the normal decussate phyllotaxis and showed no twisting of the stem.

All the plants, with the exception of the twisted individual, were dug up. This plant clearly showed itself, in the course of the summer, to be less vigorous than the twisted individuals of a normal culture and it flowered later. Its stem was twisted right up to the inflorescence.

Sowing of July 28, 1892. Seeds harvested in 1891 were sown on a bed having an area of 4 square metres, and the soil was kept moist by means of a lawn-sprinkler. The seeds germinated rapidly and before the autumn had formed vigorous rosettes of radical leaves. By the end of the following May all the seedlings, with the exception of a few weakly ones, had thrown up their shoots. When the shoots had attained a length of 50–75 cm. and the terminal capitulum could just be seen, it was found that all the plants were quite normal, having decussate phyllotaxis; the only observable abnormality was one divided leaf. There were 131 plants with elongated shoots and twenty-nine with only rosettes, 160 plants in all, on the 4 square metres, so that the proportion (forty) per square metre was high; but this number did not appear to be excessive, inasmuch as the plants were relatively small and did not touch each other more than would vigorous plants at a greater distance from each other. After the counting was done, I allowed five of the best specimens to remain; they developed strong stems over 2 metres high, which were not noticeably less vigorous than ordinary normal plants of the breed.

In a control-experiment, made with the same seed sown in the spring of 1892, I obtained twenty-two individuals out of sixty, that is, almost 37 per cent., having twisted stems.

Sowing of August 14, 1893. The seed used was obtained from two plants of the 1892 crop and was the same as that used in the June sowing of this year. They quickly germinated in the bed and by the autumn had formed relatively small rosettes, so small, in fact, that sixty plants per square metre could well be left. Notwithstanding this, they nearly all (235) threw up their shoots in the following spring; but here and there, where germination had been tardy, some plants, twenty in all, remained as rosettes, that is, about 8 per cent. The stems were weak, of only about half the normal thickness, and their leaves were decussate up to the inflorescence; there was no sign of twisting of the stem.

Summarizing these results of summer-sowing, we find that, given adequate space and suitable treatment, there is an almost entire absence of twisted stems. The experiments included 179, 131 and 235 plants, giving a total of 545 shoots, of which only one was twisted and one had threeleaved whorls, both of these exceptional plants belonging to the June sowing. In contrast with this, the spring-sowings gave 34–37 per cent. of twisted stems.

I conclude, therefore, that late sowing does not allow the plant sufficient time in which to attain normal vigour in the rosette-stage.

Hence, when the shoots are thrown up, they are too weakly to develop spiral phyllotaxis. This result accords fully with those obtained in my observations on the effects of too limited space and bad soil.

E. Autumn-sowings in the open.

I began an experiment on September 11, 1891, which may be regarded as a control to the summer-sowings. The seedlings which are produced in a sowing so late in the season do not throw up their shoots in the following year, but remain in the rosette-stage, the plants growing vigorously until the following autumn. They do not throw up their shoots until the third year. The lateness of the sowing has, therefore, the effect, not of weakening, but of materially invigorating the plants.

At the beginning of the first winter the young plants had only two or three pairs of leaves, which were not much more than 3 cm. in length. It is known that the throwing up of the shoot of biennials in general is the result of stimulation and that this stimulation is given by the winter. Indeed, when Rape is sown early, this effect may be produced by the late night-frosts. But if the plants are too young they appear not to be susceptible to this stimulation. This is a phenomenon which has been too much overlooked by physiologists.

In the middle of September 1892 just one year after sowing, I examined the plants. There were twenty-three of them in a small bed of 2 square metres area. Not one of them had thrown up a shoot; but ten of them (44 per cent.) showed spiral phyllotaxis in the heart of the rosette and four had three-leaved whorls.

Hence it appears that the effect of the prolongation of the rosette-stage is rather to increase than to diminish the proportion of abnormal plants. Moreover, this experiment leaves no doubt as to the correctness of the interpretation which I have placed upon the results of summer-sowing.

F. Autumn-sowings in the greenhouse.

The object of these experiments was so to accelerate, by cultivation in a greenhouse under favourable conditions of temperature, illumination, etc., the germination of the seeds and the subsequent growth of the seedlings during the autumn and the winter, that the plants should be in a position to throw up their shoots in the following summer. In order to maintain the earth in the pots, day and night, as nearly as possible at the temperature (22° C.) which I found

to be most suitable, I made use of a large shallow water-bath, 10 cm. in thickness, which occupied a closed space in the small greenhouse attached to my laboratory and was distant only 20–25 cm. from the glass above it, being inclined so as to be about parallel to it. The pots were 10 cm. in diameter; each either contained a single plant from the beginning or two plants, the weaker of which was removed so soon as they began to touch each other. By a control-experiment it was ascertained that it would not suffice to heat the water-bath only during the day-time; plants treated in this way threw up no shoots in the following summer. Continuous heating was required, and this was carried on from the middle of September, when the sowing took place, until the middle of November, at which time the seedlings had five or six pairs of leaves, the leaves being about 14 cm. in length.

The experiments were begun on September 17, 1892, and on September 15, 1893, the seed used being in each case that which had just before been harvested. With the success of the experiments the whole life-cycle of these biennial plants was brought within the limits of a single year; and it would eventually become possible thus artificially to grow them as annuals and perhaps in time to establish an annual variety by selection.

Sowing of September 17, 1892. The seed was harvested and sown on the same day: it was obtained from a plant the seeds of which gave 20 per cent. of twisted stems when cultivated in the ordinary way. Germination and the early stages of growth were quickly and satisfactorily gone through. The water-bath was heated until the middle of November; subsequently only the greenhouse was heated. At the end of January 1893 the plants were put out into a cold frame, where they proceeded to form new leaves, those which had been formed in the greenhouse now dying off. In the middle of March they were planted out, and after the middle of April they were no longer protected by glass.

At the beginning of June there were nineteen plants with vigorous shoots 50–75 cm. in height and twenty-two rosettes. At the end of June the nineteen shoots were nearly two metres in height and were as vigorous as average plants of my breed. The examination of these shoots showed (1) that eight of the plants had normal decussate phyllotaxis; (2) that there were seven plants which, although their phyllotaxis was decussate, had each a four-leaved whorl owing to the suppression of an internode; (3) that there were four plants with slight and local twisting in the shoots which were

otherwise straight. One of these showed well-marked twisting in one of the lateral branches. Hence only four plants out of nineteen (about 20 per cent.) showed slight and local twisting of the stem; that is, just the same proportion as that of typically twisted stems occurring in a control-experiment[1]). These four plants flowered in isolation and ripened seed before September 15, 1893; that is, within a year from the time of sowing.

The effect of the method of culture described above is that, in these artificially annual plants, whilst twisting of the stems is not altogether prevented, it is reduced to a minimum.

Sowing of September 15, 1893. The seed of one of the previously described artificially annual plants was immediately sown, and germination took place under the same conditions as in the previous year. The seed-bearing plant was the one which showed twisting in one of its lateral branches. At the end of January the plants were brought out of the greenhouse and were kept for a time under glass. Two weakly plants remained in the rosette-stage, but the others, thirty-five in number, threw up shoots in May: the shoots were vigorous, of about the same height and thickness, and were better and more uniformly developed than were those of the preceding generation. The examination of them on June 18 gave the following results: —

Nine normal decussate shoots;
Ten decussate shoots, each having one four-leaved whorl;
Three shoots with two four-leaved whorls;
One shoot with three four-leaved whorls;
One shoot in which the leaves of one of the pairs were separated.
Eleven shoots with slight local twisting (30 per cent.).

The result is thus the same as that obtained with the preceding generation. I was unable to allow these plants to flower, for fear of interfering with the normal cultivation of the breed.

Sowing of September 3, 1894. Professor G. Le Monnier of Nancy, who has for years cultivated my breed of *Dipsacus* on a larger scale than I have myself been able to do, was good enough to send me some freshly-gathered seed of twisted individuals early in September, 1894. In the more southerly climate of Nancy the seed had

---

1) It should be remarked that in the control-experiments only the entirely, or almost entirely, twisted stems are counted: no attempt was made to ascertain whether or not slight local twisting of the stem would develop in the other plants, for most of these were dug up before they had completed their growth.

ripened a fortnight earlier than with me; consequently I was able to repeat the experimental sowings of the two previous years with this new and favourable factor. The plants grew more rapidly than those of previous years on the heated water-bath and by the middle of November had formed about twice as many leaves. They were kept warm until the middle of December, when they were taken out and put under glass. By the end of May they had all (thirty-six) thrown up their shoots, but these shoots were decussate right up to the inflorescence.

In a control-experiment made with the same seed, but without artificial heat, the plants were potted off soon after germination and were kept under glass in the garden: twenty-nine of them threw up stems in the following year, which, as was to be expected, were decussate; nine plants remained in the rosette-stage.

The conclusion to be drawn from all these experiments is that whilst it is possible to contract into one year the lifecycle of the biennial *Dipsacus sylvestris torsus*, by sowing the seed immediately it is ripe and by hurrying on germination and the early stages of growth, this takes place at the cost of the biastrepsis, which is either altogether wanting or is manifested in only a relatively slight degree.

G. Cultures in other botanic gartens.

When, in the summer of 1889, the third generation of my breed began to show a distinct increase in the percentage of twisted individuals, I distributed seed of it for the first time; and I did so at the friendly request of Professor J. Urban of the Botanic Garden at Berlin. So successful was the cultivation of the breed there, that in the published catalogue of the seeds gathered in 1891 there are enumerated no less than five varieties of these plants with twisted stems or with three-leaved whorls. Since then I have distributed seed in increasing quantity, and the cultivation of the breed has been successfully carried out in various Botanic Gardens, although in some cases difficulties have been encountered. The plant requires not only a good deal of space, open exposure and loose wellmanured soil, but special attention in addition, which is often begrudged since the species grows wild and is to be met with even in overgrown localities and on bad soil. Carefully raised garden-plants are, however, much more sensitive than wild ones, and with this the tendency to biastrepsis is intimately connected. For instance, the cultivated plants are often killed by frost in damp winters with us or only the main flowering shoot is killed. In the latter case lateral shoots are thrown

up in the following summer which usually show but little twisting; but the plants may be used as seed-bearers. The plants should therefore be protected during the winter, if there is no snow, with straw or leaves. A single dead leaf placed over the crown of the rosette suffices to protect, if only it is kept in position, and does no harm however long it remains.

The most detailed report which I have received regarding the cultivation of this breed is that of Professor Le Monnier, the Director of the Botanic Garden in Nancy, who most kindly co-operated in some of the experiments already described. Since 1892 he has annually raised several hundred plants of my breed and cultivated them under the most favourable conditions. In November of that year he had 490 plants in the rosette-stage, of which 20–30 per cent. showed spiral phyllotaxis and 60–65 per cent. had three-leaved whorls, so that there were very few atavistic individuals. The proportion of twisted stems agrees with my own observations (see p. 160); but the number of plants with three-leaved whorls far exceeds anything that I have, even now, obtained in Amsterdam. Moreover, the spiral phyllotaxis appeared earlier in Nancy than in Amsterdam: it was detected there in many rosettes as early as July; but with me, even in early sown plants, it could never be seen before August and, in the case of April or May sowings, not before September.

Professor Le Monnier had also the goodness to repeat at Nancy the experiment of sowing the seed immediately after it is ripe. This was done at the beginning of September 1894: the seedlings grew in the open, without any artificial heat, more rapidly and vigorously than they did at the same time in Amsterdam when all possible care was lavished upon them (see p. 169). Nevertheless in the following year they threw up shoots which showed no trace of twisting or of three-leaved whorls. At Nancy, as at Amsterdam, the production of seed within a year could be induced, but at the expense of biastrepsis.

The seed, gathered at Nancy, sown in 1897, gave in the following summer only seven twisted stems and ten with three-leaved whorls, out of about 100 shoots. This remarkable state of affairs must probably be ascribed, as Professor Le Monnier suggests, to the pollination of the twisted seedbearing plants of 1896 by pollen brought by insects from other plants of *Dipsacus* growing at a distance. This experience is the more important since I have myself observed that an interval of 100 metres is often insufficient to pre-

vent the crossing of two varieties of the same species if in flower at the same time.

Conclusions.

1. The seed of *Dipsacus sylvestris torsus* yields, under proper cultivation, a progeny of which about one-third have twisted stems. This proportion was first attained in the fourth generation, and since then it has rather increased than diminished on the whole (see p. 160).

In addition, there occur plants with three-leaved whorls, with divided leaves or with local twisting of the lateral branches and occasionally the other anomalies which I have described in my monograph[1]).

2. The development of biastrepsis, that is, the transition from decussate to spiral phyllotaxis, depends not only upon the hereditary properties of the individual latent in the seed, but also in a high degree upon the external conditions under which the individual develops.

3. The more favourable the conditions of life and consequently the more vigorous the growth of the plants, the richer is the progeny obtained from any given seed in individuals with twisted stems and the more marked is the twisting in the individuals.

4. The most important condition is that the plants shall have plenty of space for their growth: they must not overshadow each other and they should touch each other as little as possible. There ought never to be more than 20–25 plants to the square metre; and even then the plants come into contact with each other in the autumn: it would be better not to have more than 10–15 plants per square metre.

When too closely planted, the number of plants with twisted stems per square metre is less than that obtained with more remote planting; so that the greater number of individuals is not an advantage but a disadvantage. In the case of close planting the twisted individuals are confined, either exclusively or for the most part, to the border of the bed.

5. The time of sowing is of importance, for this determines the length of life of the plant up to the time when the shoot is thrown up: the longer this period, the conditions being favourable, the greater is the prospect for biastreptic individuals.

---

1) In addition to the references given on pp. 154 and 155, I may mention the following papers which I have published on this subject: *Opera V*, p. 206, 407 and 478.

Sowings in the summer or in the early autumn yield seedlings which throw up shoots in the following year, which shoots show little or no tendency towards biastrepsis. On the other hand, good results are obtained from autumn-sowings, yielding plants which do not throw up their shoots until the next summer but one and have therefore a longer rosette-stage: the proportion of biastreptic plants is in this case rather larger, if anything, than in the case of ordinary spring-sowings.

With regard to the spring-sowings it does not appear to be a matter of great importance whether the seed be sown in March, in April or early in May; or whether the seed be sown directly in the beds or in pans in the greenhouse, the seedlings being subsequently planted out. For various reasons I have for some years adopted the latter method; it is more convenient and it is more certain, especially when the spring is dry.

6. Good, loose soil, well manured with nitrogenous matter, is an important essential. On unmanured sandy soil it is impossible to raise, even from the best seed, any twisted individuals; if the soil is hard or unfertile, the percentage of such individuals diminishes.

7. It is possible to contract the life-history of *Dipsacus sylvestris torsus* into the limits of one year, if the seed be sown immediately it is ripe and the conditions be favourable. By this means an additional generation can be obtained each year; and it might perhaps be possible, by selection, to produce an annual twisted breed. However, so far as experiment goes at present, it appears that the annual character is developed at the expense of the biastrepsis; for in such plants there is little or no twisting of the stem.

8. The statement that, with a given hereditary tendency, a monstrosity becomes more marked the more favourable the conditions of life and therefore the more vigorous the growth, is true not only for the biastrepsis of *Dipsacus sylvestris*, but is established for the most various plants and different monstrosities by the observations which I have made during the last ten years[1]).

---

1) Vide, Ueber die Abhängigkeit der Fasciation vom Alter bei zweijährigen Pflanzen, *Opera VI,* p. 135; and, Sur la culture des fasciations des espèces annuelles et bisannuelles, *Opera VI,* p. 106.

I am always ready to supply seed of *Dipsacus sylvestris torsus,* even in considerable quantity. I can generally supply specimens of twisted stems.

(Annals of Botany, Vol. XIII, 1899, p. 395.)

ALIMENTATION ET SÉLECTION.

La sélection, c'est le choix des mieux nourris[1]).

Les différentes propriétés d'un individu ne se développent pas toutes en même temps; l'alimentation peut donc les faire varier de différentes manières, si elle varie elle-même pendant l'époque de l'évolution. La graine mûrit sur la plante mère; dans la graine le jeune individu parcourt la période la plus délicate et probablement la plus sensible de son existence. Seules les plantes bien nourries donnent des graines bien nourries; les propriétés d'une plante dépendent donc en partie de l'alimentation de ses parents et même de ses grands-parents.

Dans la grande majorité des cas il est très difficile de déterminer avec une précision assez grande la période sensible du développement d'une qualité donnée et d'étudier expérimentalement l'influence des agents extérieurs dans cette période. Cependant, pour prouver l'identité de l'influence de l'alimentation et de la sélection, il est évidemment nécessaire d'instituer des expériences de cette espèce.

De plus, il est désirable de restreindre ses recherches à une seule propriété et de ne faire attention à la variation des autres caractères qu'en tant qu'elle peut influer sur la première.

La proposition énoncée est d'une portée très vaste, même en dehors du domaine de la biologie pure. Mais elle exige, pour être solidement fondée, des études expérimentales minutieuses et de longue haleine.

Je me bornerai ici à l'étude d'un seul cas, en choisissant un phénomène de variabilité sensible au plus haut degré aux deux facteurs en question: la sélection et l'alimentation pendant une période relativement courte de la vie.

La plante choisie est la variété dite polycéphale ou monstrueuse du pavot ordinaire (*Papaver somniferum polycephalum s. monstruosum*), et j'ai limité mes expériences au nombre des capsules supplémentaires ou carpelles secondaires qui entourent la capsule centrale ou normale.

La variation en question n'est ni nouvelle ni rare; elle se retrouve

---

1) L'Unité dans la Variation, p. 22, Revue de l'Université de Bruxelles, t. III, avril 1897—98.

chez un grand nombre d'espèces de pavot et même de genres et de familles affines. La variété polycéphale du pavot ordinaire est parfaitement héréditaire et se trouve depuis des dizaines d'années dans le commerce[1]); la même anomalie est très fréquente sur les pavots oriental et imbriqué (*P. orientale* et *P. imbricatum*). Les carpelles secondaires sont dus à la transformation d'une partie des étamines, et ce changement a été étudié au point de vue morphologique par un grand nombre d'auteurs[2]). Parmi ceux-ci je ne citerai que De Candolle, Hugo von Mohl et Morière. Le dernier s'est occupé aussi de la question de savoir si les capsules anormales peuvent produire de bonnes graines[3]). Entre les milliers de graines avortées de ces capsules il en trouva, sur quelques pieds de pavot du jardin botanique de *Caen*, quelques-unes qui germaient bien et qui produisirent des plantes assez vigoureuses, répétant l'anomalie[4]).

Le nombre des capsules secondaires d'une fleur varie entre 0 et plus de 150. Leur développement est aussi variable que leur nombre, et, de plus, elles sont souvent soudées entre elles en des groupes plus ou moins grands et plus ou moins nombreux. J'ai même rencontré des individus dont tous les carpelles anormaux étaient soudés en une seule couronne non interrompue et basse, entourant la capsule médiane. Seules les capsules secondaires les plus grandes peuvent contenir des graines bien mûries; le plus grand nombre est trop chétif et les plus petites sont réduites à des tiges ou des filets à peine élargis à leur sommet. Dans les cas de développement minimal ces tiges sont elles-mêmes réduites à de petits tronçons, hérissant le réceptacle d'une manière à peine appréciable. Mais jamais celui-ci n'est absolument lisse.

Cette grande variabilité a pour conséquence pratique qu'il est très difficile de compter nettement les capsules en question. En comptant il faut négliger les tronçons trop petits, prendre les tiges pour des capsules et évaluer le nombre approximatif des unités dans les groupes, lorsque la soudure va jusqu'au sommet. Plus le nombre est grand, moins il permet un dénombrement exact.

C'est pour cette raison que j'ai préféré faire des groupes, artificiels, il est vrai, mais faciles à reconnaître et à retenir avec les mêmes limites pendant toute la série des années qu'ont duré mes expériences.

---

1) Vilmorin. Les fleurs de pleine terre, p. 822, fig. 1.

2) Voir Penzig. Pflanzen-Teratologie, I, p. 219.

3) Transformation des étamines en carpelles, Mémoires de la Société Linnéenne de Normandie, t. XII, avec deux planches.

4) J'ai répété moi-même cette expérience avec le même succès.

En désignant par C. S. les capsules secondaires et par C. toute leur couronne je distingue les groupes suivants:

C. S. o.	Pas de capsules, pas de tiges, seulement de petits tronçons.
C. S. 1... C. S. 10. .	1–10 tiges ou capsules secondaires.
½ C.	Tiges et capsules formant moins d'une demi-couronne autour du fruit central.
C. ½	Tiges et capsules formant plus d'une demi-couronne; celle-ci interrompue çà et là.
C. pl.	Couronne pleine, non interrompue, mais pas encore bien large.
C. l.	Couronne pleine, large, exceptionellement belle.

La limite entre ½ C. et C. ½ correspond ordinairement au nombre de 15 carpelles secondaires; la couronne pleine compte environ 90–100 de ces organes. Le groupe C. S. 1... C. S. 10 est souvent pris dans un sens moins large, indiqué par le chiffre donné, et parfois deux ou trois groupes sont combinés, suivant le besoin des expériences spéciales.

Dans les cultures ordinaires le nombre des couronnes interrompues (½ C. et C. ½) prédomine. Il en résulte une forme de courbe galtonienne abrégée qu'on retrouvera plus ou moins modifiée dans tous les chiffres que je donnerai.

Je cite quelques exemples.

Une culture moyenne de plus de 400 individus[1]) présenta la composition suivante:

	c. s. o.	½ c.	c. ½	c. pleine
Individus. . .	14 p. 100	33 p. 100	29 p. 100	24 p. 100

Une autre culture d'environ 180 plantes donna:

	c. s. o.	c. s. 1-3	½ c.	c. ½	c. pl.	c. large
Individus.	6 p. 100	11 p. 100	16 p. 100	29 p. 100	36 p. 100	2 p. 100

En choisissant les graines sur des individus très pauvres en carpelles secondaires, ces courbes se changent en des demi-courbes; par exemple:

	c. s. o.	c. s. 1-6	½ c.	c. ½	c. pl. ou large
Individus .	60 p. 100	25 p. 100	11 p. 100	1 p. 100	0

sur un nombre total de plus de 450 plantes.

1) En groupant les individus je compte *toujours* seulement la fleur terminale de la tige, en laissant les fleurs des rameaux axillaires hors considération.

I. Relation entre la force individuelle et le nombre des capsules anormales.

§ 1. *Fleurs terminales et fleurs axillaires.*

Sur un même individu la dispersion d'une anomalie qui se répète suit des lois bien déterminées. Elle y montre une périodicité favorisant certaines parties et manquant sur d'autres. Dans le *Chrysanthemum segetum* à rayons multipliés par la sélection c'est le capitule terminal de l'axe principal qui est ordinairement le plus riche en fleurs ligulées, tandis que le nombre de ces demi-fleurons diminue de plus en plus sur les axes secondaires, tertiaires ou d'un ordre encore plus haut[1]). Le pavot polycéphale suit la même loi, mais avec des gradations bien plus marquées. Si on compare les fleurs latérales à la fleur terminale, on les trouve toujours, et presque sans exception, beaucoup plus pauvres en capsules secondaires.

Je cite quelques exemples, donnant le nombre des capsules secondaires pour chaque fleur ou fruit.

plante	fruit terminal	fruits axillaires	
No. 1	120	60	20
No. 2	120	0	—
No. 3	70	15	5
No. 4	65	0	—
No. 5	30	3	—
No. 6	25	25	—

J'ai retrouvé le même phénomène sur le *Pavot Danebrog polycéphale* que j'ai obtenu en croisant le Pavot polycéphale ordinaire (Méphisto) à taches basales noires sur les pétales avec la variété *Danebrog* à taches blanches.

plante	fruit terminal	fruits axillaires	
No. 1	21	9	1
No. 2	19	0	2
No. 3	11	3	1
No. 4	10	0	0
No. 5	9	5	1
No. 6	9	5	0
No. 7	5	3	1
No. 8	2	0	0

Comme on le voit, la loi se vérifie même sur les individus les plus pauvres en capsules anormales.

1) Sur la périodicité des anomalies dans les plantes monstrueuses, *Opera VI*, p. 90.

Parfois j'ai laissé se développer les rameaux des troisième et quatrième ordres sur mes porte-graines, choisis comme tels pour la beauté de leur couronne capsulaire. Les fleurs en étaient chétives, le fruit n'avait que 5 à 9 stigmates et les capsules secondaires manquaient toujours. J'ai répété cette observation durant plusieurs années, portant parfois le nombre de ces fleurs automnales à plus de trente.

§ 2. *Relation entre la grandeur d'une capsule et le nombre de ses capsules secondaires.*

La grandeur du fruit terminal est la mesure la plus facile de la force individuelle des plantes de pavot. La hauteur et l'épaisseur de la tige, le développement de ses feuilles et de ses boutons axillaires sont d'ordinaire en relation très évidente avec la largeur du fruit. C'est du moins le cas dans les cultures ordinaires, où il n'y a pas de changement brusque dans l'influence des agents extérieurs pendant le cours de l'évolution.

D'un autre côté il est facile d'exprimer la grandeur des fruits en chiffres, soit en donnant leurs mesures, soit en déterminant leur poids. Dans le dernier cas ils sont pesés sans le réceptacle et sans les organes supplémentaires.

Il est très facile de se convaincre que la relation entre la force individuelle et le nombre des carpelles secondaires de la fleur terminale est le facteur qui détermine ce nombre dans une culture donnée presque à l'exclusion de tout autre agent. Ce sont toujours les plantes chétives qui en ont le moins ou qui n'en ont pas du tout. Plus la plante est forte, plus elle surpasse les autres individus du même semis dans le degré de sa carpellomanie. On pourrait ranger tous les fruits terminaux d'un rabat dans l'ordre de leur grandeur et trouver presque le même ordre pour le nombre des carpelles. Sans doute il y a des exceptions, dues à des causes que nous exposerons plus tard (§ 5), mais ces exceptions tendent à disparaître lorsqu'on combine les fruits en groupes de grandeur croissante.

Je cite quelques exemples. Ayant groupé les fruits terminaux d'une culture d'après les divisions proposées plus haut, je pesai 50 fruits de chaque groupe et je trouvai:

	50 fruits pèsent
C. S. 1–50	255 grammes.
C. S. 50 et C. pleine	335 ,,
C. large	520 ,,

Dans une culture d'environ 150 plantes sur un rabat sablonneux je groupai les fruits adultes et presque mûrs d'après leur hauteur en centimètres et je déterminai le nombre des carpelles pour chaque groupe, en centièmes du nombre total. Je trouvai:

Hauteur du fruit	½–2 cent.	2–3 cent.	3–4 cent.
Fruits à C. S. O.	38 p. 100	11 p. 100	0
,, à C. S. 1–10 . . .	11 ,,	15 ,,	0
,, à ½ C.-C. pl. . .	9 ,,	7 ,,	8 p. 100

Dans une autre année je trouvai pour deux semis beaucoup plus riches en belles couronnes, en donnant les pour cent pour chaque groupe isolément:

A. — *Premier semis.*

Hauteur du fruit	½–1 cent.	1–1,5 cent.	1,5–2 cent.
Fruits à C. S. O.	31 p. 100	61 p. 100	8 p. 100
,, à ½ C.	6 ,,	53 ,,	41 ,,
,, à C. ½	0	40 ,,	60 ,,
,, à C. pleine	0	25 ,,	75 ,,

B. — *Second semis.*

Hauteur du fruit	½–1 cent.	1–1,5 cent.	1,5–2 cent.
Fruits à C. S. O.	61 p. 100	39 p. 100	0
,, à ½ C.	12 ,,	60 ,,	20 p. 100
,, à C. ½	0	47 ,,	53 ,,
,, à C. pl.	0	0	100

Nombre total des plantes: 239 et 111.

On voit dans ces chiffres que plus le fruit est grand, plus grand est aussi le nombre des organes accessoires. Mais ces tableaux ne rendent que très imparfaitement l'impression produite par lés cultures elles-mêmes.

Je déduis de mes observations qu'il y a une relation très intime entre la force individuelle des plantes et le degré de développement de leur anomalie. *Plus un individu est vigoureux, plus sa couronne capsulaire est pleine et belle.* Les exceptions à cette règle trouveront, comme je l'ai dit, leur explication dans un chapitre suivant, sur la période sensible du développement.

§ 3. *Influence de l'élagage sur le résultat des expériences.*

Des résultats donnés dans le paragraphe précédent on peut déduire une règle d'une grande signification pour les cultures expérimentales.

Les pavots doivent être semés en place; je les sème toujours par règles. Or, il est clair que pour ne pas avoir trop de lacunes dans ses semis il faut semer beaucoup plus de graines que le nombre des plantes qui pourront se développer sur la même surface. Pour leur donner l'espace nécessaire il faut donc avoir recours à l'élagage; mais en élaguant les individus superflus on arrache d'ordinaire les plus faibles en épargnant les individus vigoureux.

Mais d'après les observations citées plus haut ce sont justement les plus faibles qui auront le moins de capsules secondaires. Le nombre de ceux-ci diminuera donc par cette opération; le nombre des fruits à belle couronne comptés en centièmes de toute la récolte s'augmentera dans la même proportion.

Pour illustrer cette conclusion j'ai fait un semis dans des proportions extrêmes. J'ai pris trois rabats, chacun d'environ 2 mètres carrés, et j'ai semé sur les deux premiers chacun 5 centimètres cubes, sur le troisième seulement 1 centimètre cube de graines d'une même récolte et bien mélangées. Sur le second rabat j'ai arraché les plantes superflues aussitôt que les feuilles commençaient à se toucher; sur les deux autres il n'y a pas eu d'élagage durant toute la culture. Lors de la récolte j'ai groupé les fruits terminaux de la manière décrite plus haut. Je donne les nombres absolus trouvés:

	c. s. o.	½ c.	c. ½	c. pl.	nombre total
5 C. C. sans élagage . .	361	86	36	11	494
5 C. C. avec élagage . .	25	56	38	32	154
1 C. C. ,, . .	13	38	41	30	122

L'influence de l'élagage est très manifeste, car non seulement le nombre relatif des fruits à couronne pleine devient plus grand par cette opération, mais aussi le nombre absolu. Ou en d'autres termes: moins on aura d'individus sur un espace donné, plus grand sera le nombre d'exemplaires à polycéphalie bien développée. L'augmentation du nombre par mètre carré diminue la valeur de la récolte. Les pavots polycéphales se comportent sous ce rapport précisément comme les fascies et les torsions. Mais j'aurai à parler plus tard de ces conclusions.

La règle pratique à déduire de ces observations est qu'il faut toujours semer aussi peu de graines que possible par mètre carré et qu'en élaguant il faut avoir soin d'arracher indifféremment les plantes plus ou moins vigoureuses. Plus elles sont petites au moment de cette opération, moins on aura de chance de faire un choix et d'introduire ainsi l'erreur en question dans ses résultats.

§ 4. *Influence du choix des graines.*

Il va sans dire que les mauvaises graines donneront des plantes chétives et que plus la graine sera vigoureuse et pleine de matières nutritives, plus la germination et l'évolution de la jeune plante seront favorables.

D'un autre côté le développement de la plante dépend des circonstances qui influent sur elle pendant la période de germination et de croissance. Il reste donc à déterminer laquelle de ces deux causes prédominera.

Les expériences que j'ai faites à ce sujet ont donné pour résultat que l'influence du degré de développement des graines est ordinairement à peine appréciable vis-à-vis de celle des agents extérieurs.

Pour avoir des graines mal nourries j'ai fait une culture sur du sable presque pur et j'ai récolté les graines des cinq meilleurs fruits, ayant le plus grand nombre de capsules secondaires, formant une couronne pleine ou presque pleine. J'ai semé ces graines et j'ai comparé ce semis à un semis de contrôle, en semant pour chacun d'eux la même quantité de graines sur le même espace et en élaguant aussi prudemment que possible. Lors de la récolte le nombre des individus issus de graines de la culture sur sable était 138, sur 2 mètres carrés; le nombre sur le rabat à côté était 154. La récolte se trouva composée de la manière suivante:

	c. s. o.	½ c.	c. ½	c. pl.
Graines de culture sur sable.	12 p. 100	31 p. 100	30 p. 100	27 p. 100
Contrôle	18 „	36 „	25 „	21 „

On voit que les différences, s'il y en a, sont au profit des graines mal nourries.

Si la fécondation artificielle est insuffisante, de sorte que le nombre des graines par fruit devient relativement petit, ces graines moins nombreuses pourront partager entre elles toute la nourriture destinée à toutes. Elles se développeront mieux et seront plus riches en matières nutritives. J'ai souvent remarqué que ces graines moins nombreuses donnent des semis plus riches en capsules secondaires, du moins si leur nombre est considérablement réduit. Comme exemple je donne les chiffres suivants, qui sont chacun la moyenne de leur semis provenant de fruits ayant une quantité égale de graines:

Graines par fruit-mère en centimètres cubes.	0,5	1–2	2,5	3–3,5
Individus à couronne pleine	83 p. 100	63 p. 100	54 p. 100	54 p. 100

Mais ordinairement la fertilisation artificielle donne une grande récolte de graines et il n'y a pas lieu de craindre l'influence d'une nourriture excessive due à cette cause.

J'ai fait remarquer que les fruits terminaux sont ordinairement de beaucoup plus riches en capsules secondaires que les fruits latéraux de la même plante. On peut en déduire que les premiers sont ordinairement mieux nourris que les derniers. Mais soit qu'on accepte cette cause, soit qu'on la rejette, il est intéressant de savoir si les semis provenant de fruits axillaires sont plus ou moins carpellomanes que ceux des fruits terminaux des mêmes plantes.

Pour répondre à cette question j'ai fait deux expériences. Je donne pour chacune d'elles les nombres de capsules secondaires des fruits-mères (C. S.) et le nombre des individus à couronne pleine dans les semis en pour cent (Récolte). Dans l'expérience A les fleurs ont été fertilisées par les insectes, les fleurs latérales s'ouvrant plus tard que les terminales. Dans l'expérience B les fleurs ont été fécondées artificiellement, en éliminant la visite des insectes au moyen de sacs de parchemin.

	fruits terminaux		fruits latéraux	
Plante-mère . .	C. S.	Récolte.	C. S.	Récolte.
	Expérience A.			
No. 1	65	32 p. 100	0	41 p. 100
No. 2	120	64 „	0	53 „
No. 3	25	44 „	25	57 „
	Expérience B.			
No. 1	93	63 p. 100	35	73 p. 100
No. 2	92	85 „	36	58 „
No. 3	72	81 „	53	63 „
No. 4	46	50 „	17	34 „

Le nombre total des individus était de 932 dans les semis de la première expérience et de 750 dans la seconde.

Conclusion. — Il n'y a pas de différence bien appréciable entre la valeur des graines des fruits terminaux et latéraux de la même plante, même quand le nombre des capsules secondaires est nul dans les derniers et très grand dans les premiers. Toutefois, je suis convaincu que la différence, quoique petite, n'est pas absolument nulle, mais il faudrait des recherches beaucoup plus étendues pour la déceler.

II. Expériences sur la nutrition.

§ 5. *Détermination de la période sensible.*

La fleur terminale des pavots commence à se développer de bonne heure. Quand on examine de jeunes plantes, dont la tige ne dépasse pas encore 5 ou 6 centimètres et dont les feuilles atteignent à peine une longueur de 20 centimètres, on trouve le bouton floral au sommet du cône végétatif. Ce bouton a un diamètre d'environ 1 millimètre et montre très nettement l'ébauche de l'anneau des étamines et des carpelles secondaires. Ces organes cependant se trouvent encore à l'état de petits bourrelets.

La plante a, à cette période, un âge d'environ sept semaines. Je n'ai pas réussi à distinguer les capsules supplémentaires des étamines, mais il n'est pas douteux que la décision entre ces deux organes soit déjà définitive à cet âge. La différenciation se manifeste rapidement dans les jours suivants.

Il suit de cette observation que la période sensible du développement des carpelles secondaires est limitée aux premières semaines de la vie de la plante. Du moins pour le fruit terminal; les fleurs latérales se développent naturellement un peu plus tard. On n'en voit que les premiers vestiges à l'âge de sept semaines.

Pour confirmer cette conclusion j'ai fait quelques séries d'expériences en tâchant de nuire autant que possible à la croissance de mes plantes pendant la septième semaine de leur vie. Je les ai privées pendant quelques jours de lumière, j'ai coupé la plus grande partie de leurs feuilles et j'ai réussi à les rendre très faibles et chétives, mais sans pouvoir changer le nombre des capsules dans leurs fleurs terminales.

D'un autre côté les plantes repiquées en godets avec une forte fumure reprennent vigoureusement et deviennent des individus à très gros fruits, mais sans pouvoir améliorer leur couronne capsulaire, comme nous le verrons bientôt.

Ceci nous explique pourquoi le parallélisme entre la grosseur des fruits et le nombre des capsules est sujet à de fréquentes exceptions. (Voir § 2.) Car l'accroissement des fruits a commencé à peine au moment où le nombre des capsules est déjà définitivement fixé. Tout ce qui est favorable ou nuisible à l'évolution, après la sixième semaine, doit donc tendre à violer la règle citée.

Les expériences sur l'influcnce de la nutrition sur le nombre des capsules par fleur sont donc limitées aux premières semaines de la vie. Pour avoir soin que l'évolution ne soit pas troublée pendant

cette période, il faut toujours semer en place et ne jamais repiquer. Il faut semer bien clair et éloigner les plantes superflues aussitôt que les feuilles commencent à se toucher, pour donner tout l'espace nécessaire à celles qui restent. De plus, il faut élaguer de si bonne heure qu'il ne soit pas encore possible de distinguer les individus vigoureux des plantes plus chétives.

Un élagage après la sixième semaine n'a plus d'influence sur le nombre des capsules. Or, pour avoir autant de plantes par mètre carré que possible, il faut avoir soin qu'elles commencent à se toucher justement à cette période. La règle de ne juger les individus que d'après leur fleur terminale est, on le voit, en rapport bien intime avec cette méthode de culture.

En semant vers la fin d'avril, on ne doit donc permettre aux plantes de se toucher que depuis les premiers jours de juin.

§ 6. *Inégalité des circonstances sur un même rabat.*

Ce qui frappe le plus l'expérimentateur, c'est l'inégalité des conditions extérieures pour les différents individus d'un même semis. On ne saurait comparer que la moyenne de ces semis, en donnant à chacun une étendue de 1–2 mètres carrés au moins.

En premier lieu, toutes les graines d'une même capsule, fécondée artificiellement avec le pollen d'une même fleur, ne germent pas en même temps. Leur apparition à la lumière peut différer de plusieurs jours. Si elles déploient leurs cotylédons à un jour favorable, leur développement sera accéléré pendant que celles qui germent le jour suivant par un mauvais temps se trouveront retardées. Un bon soleil agrandit les différences déjà acquises en produisant d'autant plus de nourriture organique que les cotylédons où feuilles sont déjà plus larges, etc.

De même pour le sol. On ne saurait répandre la fumure de telle sorte, dans le sol, que tous les individus la rencontrent justement dans la même proportion, surtout quand la racine n'est pas encore ou à peine ramifiée. Je ne fais jamais usage d'autre fumure que de poudres bien sèches et bien pulvérisées[1]), qui sont répandues à la surface du sol aussi également que possible avant d'être enfouies, et j'assiste toujours moi-même à cette opération de toute première importance. Et pourtant il est impossible de rendre les conditions exactement égales pour les différents individus.

1) Fumure de bœuf séchée et pulvérisée (Rinderguano des Allemands) et cornes de bœuf broyées.

La pluie et l'arrosage, ou de l'autre côté la sécheresse, ont une influence encore plus sensible. La moindre inégalité du terrain retient l'humidité dans les lieux déprimés, si petits qu'ils soient. Là les graines germent rapidement et régulièrement, tandis que leurs voisines, dans un entourage un peu plus sec, ont souvent besoin de plusieurs jours de plus pour déployer leurs cotylédons.

La carpellomanie du pavot, dont la période sensible tombe justement dans les premières semaines de la vie, doit donc dépendre à un bien haut degré de toutes ces circonstances. Aussi ne trouve-t-on presque jamais un semis d'une grande homogénéité des individus.

En dernier lieu il faut remarquer qu'il est impossible d'avoir deux rabats d'une même graine et semés le même jour à côté l'un de l'autre, qui soient absolument identiques ou qui donnent exactement les mêmes chiffres pour la composition de leur récolte. En comparant les chiffres d'une récolte à ceux de l'expérience de contrôle, il faut donc toujours s'attendre à de petites différences qui n'ont pas de signification pour l'interprétation du résultat.

§ 7. *Fumure.*

La force individuelle des pavots dépend, à un très haut degré, de la richesse du sol en matières nutritives, et le nombre des capsules par fleur montre la même relation.

Dans une première expérience j'ai comparé l'influence de différentes doses de poudre de cornes de bœuf broyées (à 14 p. 100 d'azote) au guano ordinaire. Chaque parcelle avait 2 mètres carrés de grandeur et portait, lors de la récolte, environ cent individus, dont les fruits terminaux furent répartis dans les groupes décrits plus haut. Les doses étaient de $^1/_8$, $^5/_8$ et $^{10}/_8$ de kilogramme par mètre carré.

Voici le résultat en pour cent:

	c. s. o.	½ c.	c. ½	c. pl.	c. pl.
Cornes de bœuf:					
$^{10}/_8$ kil . . .	1	2	6	91	90
$^1/_8$ „ . . .	0	1	10	89	
Guano:					
$^5/_8$ kil . . .	3	10	12	75	75
$^1/_8$ „ . . .	0	19	28	53	54
Sans fumure . .	0	16	30	54	

Les cornes de bœuf ont produit environ 90 p. 100 d'individus à couronne pleine, mais la quantité très excessive de $^{10}/_8$ de kilogramme n'a pas augmenté ce nombre. Le guano à $^5/_8$ de kilogramme a donné

75 p. 100, tandis que le guano à $^1/_8$ de kilogramme n'a pas notablement changé la fertilité du sol (bien fumé dans les années précédentes) de mon jardin d'expériences.

Toutefois, le nombre des individus à couronne pleine a été presque doublé par une bonne fumure.

Une autre expérience a donné le résultat suivant, exprimé en centièmes:

	c. s. 1-15	c. ½	c. pl.
Terrain fumé	15	35	50
„ non fumé .	37	43	20
„ sablonneux .	54	29	17

Nombre total des individus: Environ 800.

Dans une troisième expérience sur du sable presque pur j'ai comparé les plantes du bord à celles du centre. Les premières avaient pu développer une partie de leurs racines dans la terre ordinaire (non fumée) voisine; elles étaient beaucoup plus vigoureuses que les centrales. Toutes étaient chétives, leurs fruits atteignant rarement 2 centimètres. Individus sur les bords au nombre de 141, au centre 78. Composition en pour cent:

	c. s. o.	c. s. 1-10	c. ½	c. pl.
Marge	50	26	15	9
Centre	72	26	2	0

Le manque presque absolu de matières fertiles dans le sol a changé la forme ordinaire de la courbe, qui est devenue unilatérale ou demi-courbe.

§ 8. *Culture serrée.*

En parlant de l'élagage nous avons déjà vu qu'un nombre trop grand d'individus sur un espace donné diminue la chance de voir de belles couronnes dans la récolte.

J'ai fait une expérience sur quatre rabats de 2 mètres carrés chacun, en semant sur les deux premiers chacun 2 centimètres cubes; sur les deux autres chacun 0,6 centimètres cubes de graines, provenant d'un même fruit à 70 capsules supplémentaires. Dans chaque groupe un rabat fut fumé avec $^5/_8$ et l'autre avec $^1/_8$ de kilogramme de guano ordinaire par mètre carré. Le nombre des individus était de 580 sur les deux rabats à culture serrée et de 182 sur les deux autres.

La composition de la récolte était en pour cent du nombre d'individus:

culture	guano	c. s.	½ c.	c. ½	c. pl.
Drue	5/8	40	49	9	2
,, ...	1/8	35	48	12	5
Claire	5/8	3	10	12	75
,, ...	1/8	0	19	28	53

La culture claire donna, comme on le voit, une récolte bien meilleure que la culture drue. De plus, dans la premiére, il y avait une grande influence de la fumure, tandis que dans la dernière la fumure avec 5/8 de kilogramme de guano n'avait pas l'effet que nous avons appris à en connaître précédemment (§ 7).

Une autre expérience donna les chiffres suivants en nombres absolus:

	c. s. o.	½ c.	c. ½	c. pl.	somme
Culture drue .	34	19	7	4	64
Culture claire	0	19	21	18	58

§ 9. *Exposition.*

Les pavots aiment un emplacement bien ensoleillé; à l'ombre ils ne croissent que très pauvrement. J'ai fait un semis à l'ombre d'un grand arbre; la plupart des plantes n'ont pas atteint l'âge nécessaire pour bien développer leur bouton floral, de sorte que je n'ai eu que 38 individus dont il était possible de déterminer le nombre des capsules. Celles-ci étaient rares, comme on le voit dans les chiffres suivants donnés en pour cent:

	c. s.	½ c.	c. ½	c. pl.
A l'ombre . .	16	50	34	0
Contrôle . . .	18	36	25	21

De l'autre côté on peut augmenter l'effet des rayons du soleil en cultivant ces plantes sous verre. Dans ce but j'ai semé sur deux rabats de 2 mètres carrés chacun 0,6 centimètre cube d'une même récolte provenant d'un seul fruit et j'ai placé des châssis de verre sur ces rabats environ deux semaines après le semis, lorsque les plantes étaient bien levées. Je n'ai éloigné les châssis que pour arroser, en donnant chaque jour un peu d'air, mais en tenant mes plantes bien chaudes. Après trois autres semaines, à la fin de la période sensible, les plantes étaient beaucoup plus vigoureuses sur ces deux rabats que dans la culture de contrôle et les châssis ont été éloignés définitivement. La récolte donna 99 individus et 91 sue les rabats de contrôle. Les chiffres étaient les suivants:

	c. s.	½ c.	c. ½	c. pl.
Sous châssis	3	23	18	55
Sans châssis	19	38	23	11

La culture sous verre a donc notablement augmenté le nombre des individus à couronne pleine.

On peut avoir précisément le même effet quand on n'arrose pas artificiellement et qu'un temps sec survienne au milieu de la germination. Les individus germés avant la sécheresse seront endommagés, tandis que ceux qui germent plus tard par un temps plus favorable pourront atteindre un développement normal. J'ai observé ce phénomène dans un semis d'environ 100 individus, fait vers la fin d'avril. La moitié des plantes germaient au bout de quelques jours, mais restèrent chétives et fleurirent vers la mi-juillet, sans développer de capsules secondaires. L'autre moitié germait après la sécheresse, par un temps humide, donnait des plantes ne fleurissant qu'au mois de septembre, mais vigoureuses, atteignant deux fois la hauteur des autres. Elles avaient toutes des capsules secondaires, 32 en avaient une couronne plus ou moins interrompue, tandis que les 16 autres avaient une couronne bien pleine et parfois très large.

Ces expériences nous expliquent pourquoi, dans une race bien fixée, les nombres varient d'une génération à l'autre. Évidemment ils dépendent du temps qu'il fait pendant la période sensible. En sélectionnant toujours les meilleures plantes comme porte-graines, j'ai eu par exemple dans trois années consécutives les nombres suivants d'individus à couronne pleine:

Année . . .	1re	2e	3e
Individus . .	50 p. 100	25 p. 100	45 p. 100

Mais dans la seconde année le temps avait été très défavorable au développement des jeunes plantules.

§ 10. *Repiquage.*

Avec de rares exceptions tous mes semis ont été faits en place. Mais de temps en temps j'ai recherché s'il ne serait pas possible de semer sous verre, en terrines, de repiquer en godets et de mettre en place les jeunes plantes bien vigoureuses. Seulement, j'ai trouvé qu'on ne peut bien mettre en place que vers la fin de la période sensible, dans la cinquième ou sixième semaine après le semis.

La terre des terrines n'est pas fumée, de peur des maladies qui, dans le cas contraire, pourraient ruiner toute la culture. Au con-

traire, la terre des godets est très fortement fumée et les jeunes plantes s'y développent rapidement. Mais elles ont perdu leur racine primaire.

Les plantes traitées de cette manière deviennent très vigoureuses et belles et portent chacune plusieurs fleurs. Elles ont été toujours bien plus fortes que les semis faits en place. Mais presque sans exception elles ont été pauvres en capsules secondaires. Je cite un exemple, en ne considérant que les fruits terminaux:

	c. s. o-3	½ c.	c. ½	c. pl.	c. l.	somme
Plantes repiquées . .	14	42	9	5	0	70
Semis en place . . .	1	4	24	34	16	78

En 1899 j'ai répété cette expérience avec mon pavot Danebrog polycéphale, cité plus haut. Il y avait 42 plantes sur deux mètres carrés, presque chacune a eu deux ou trois fruits. Il n'y a eu qu'un seul fruit à couronne pleine; tous les autres individus n'avaient que 2–26 capsules secondaires sur les fruits terminaux et 0–13 sur les fruits axillaires.

Ces plantes repiquées et fortement fumées donnent de grands fruits et par là contrastent fortement avec les cultures ordinaires. Dans celles-ci plus le fruit est grand et plus sa couronne de capsules secondaires est bien développée. Sur les plantes repiquées, au contraire, la grandeur des fruits ne montre aucune relation avec le nombre des capsules. Évidemment les deux caractères, dépendant ordinairement de circonstances semblables, ont été développés ici à des périodes bien différentes.

Et ce fait nous explique d'une manière très simple toutes les exceptions à la règle du parallélisme cité: chaque fois qu'une plante, mal nourrie au commencement, se trouvera plus tard dans des circonstances plus favorables, le fruit, dépourvu de carpelles supplémentaires, pourra pourtant atteindre une grandeur normale.

J'ai observé dans ces expériences que les fruits axillaires des plantes repiquées sont souvent plus riches en capsules que dans les semis ordinaires. Il est facile de se figurer que le développement de ces fruits, commençant plus tard, peut être favorisé au lieu d'être endommagé par la culture en godets.

§ 11. *Conclusions.*

Tout ce qui nuit aux jeunes plantes pendant la période sensible de l'évolution des capsules secondaires en diminue le nombre. Seules les plantes bien nourries dans les premières semaines de leur vie et

à végétation non interrompue et non troublée dans un sens quelconque donnent des couronnes pleines et larges, se composant de plus d'une centaine de carpelles.

Une bonne terre, une forte fumure, une position bien ensoleillée, une humidité égale et surtout beaucoup d'espace augmentent ce nombre, tandis qu'un terrain sablonneux, l'ombre, le froid, la sécheresse, la culture drue et le repiquage le diminuent.

De plus de 150 ce nombre peut être aisément réduit à 0. Ce sont des limites d'une ampleur bien rare dans le domaine de la variabilité.

Si maintenant nous comparons ces résultats à ceux que j'ai trouvés pour d'autres monstruosités, on trouvera qu'elles suivent toutes la même règle. Notamment dans les fascies et les torsions le degré de développement dépend de la même manière des influences extérieures. Plus celles-ci sont favorables, plus les fascies seront larges et plus les torsions comprendront la majeure partie de la tige; plus riches aussi seront les semis en individus fasciés ou tordus[1]).

III. Expériences de sélection.

§ 12. *Sélection ordinaire.*

La sélection peut suivre deux directions: le choix des plantes les plus développées ou celui des individus les moins favorisés sous le rapport en question. Dans le cas des pavots polycéphales on peut choisir comme porte-graines les plantes qui montreront la couronne la plus belle ou bien celles qui ont le moins de capsules secondaires. J'appellerai le second cas la sélection de retour et je le traiterai dans le paragraphe suivant.

La sélection ordinaire des pavots polycéphales est très facile à exécuter. Au commencement de mes recherches j'avais une culture dont seulement 11 p. 100 des individus avaient des capsules secondaires; la plupart de ceux-ci n'en avaient que 1–12 et seulement deux plantes en montraient 40 et 42.

J'ai semé les graines d'un de ces deux meilleurs fruits et j'eus 98 sur 115, donc 85 p. 100 d'individus à une ou plusieurs capsules supplémentaires; les 15 p. 100 autres ne montraient que des tronçons. J'ai aussi semé les graines d'un fruit à onze capsules secondaires;

1) Comparez: Sur la culture des fasciations des espèces annuelles et bisannuelles *Opera VI*, p. 106; Ueber die Abhängigkeit der Fasciation vom Alter, ibid. p. 135, et: On Biastrepsis in its relation to cultivation, ibid. p. 153.

elles ne donnaient que 10 p. 100 d'individus répétant la monstruosité sur une culture de 205 exemplaires. L'effet de la sélection est donc très manifeste.

Dans une autre expérience j'ai comparé entre eux les semis de graines de fruits à 50 et de fruits à 60–100 capsules. La différence, bien que beaucoup plus petite que dans le premier cas, était toutefois de nature à illustrer l'effet de la sélection:

fruits-mères	c. s. o.	½ c.-c. ½	c. pl.
A 50 capsules . .	50 p. 100	32 p. 100	16 p. 100
A 60–100 capsules . .	39 „	39 „	22 „

Par la sélection on augmente aussi le nombre maximum de capsules par fleur. Je donne le nombre de ces organes pour la fleur la plus riche et pour les cinq fleurs suivant celle-ci en richesse, pour trois années consécutives de sélection.

	maximum	fleurs No. 2-6
1re année	C. S. 42	C. S. 10– 40
2e „	„ 97	„ 60– 89
3e „	„ 130	„ 90–120

Tandis que la sélection se trouvait faite dans tous ces cas dans une race du commerce, déjà très belle par la sélection faite dans la culture horticole, mais appauvrie par la culture sans sélection dans les jardins, j'ai fait une autre série de cultures de sélection avec une race toute nouvelle, obtenue par l'hybridation.

C'est une variété du pavot somnifère, dite *Danebrog polycéphale*, et dont j'ai déjà parlé plus haut.

Obtenue par le croisement du pavot somnifère polycéphale à grandes taches noires (*Méphisto*) avec le pavot à taches des pétales blanches (*Danebrog*) elle doit sa polycéphalie à une sélection rigoureuse pendant quelques générations. Et, à présent, sa richesse en carpelles supplémentaires ne le cède en rien à celle de la variété ordinaire.

Mon expérience a été commencée en 1893. Dans l'été de cette année j'ai fécondé quelques fleurs du pavot ordinaire à couronnes très larges par le pollen du *Papaver somniferum Danebrog*, en extirpant leurs propres étamines avant que celles-ci commençassent à s'ouvrir et en protégeant les fleurs contre la visite des insectes de la manière ordinaire dans des sacs de parchemin[1]).

---

1) Voir le Rapport du Congrès des Hybridistes, tenu à Londres, en juillet 1899.

En 1894 j'avais, de graines obtenues de cette manière, un semis de 70 individus bien vigoureux. Toutes les fleurs avaient les taches noires du Méphisto, mais elles n'en avaient pas la monstruosité des étamines. Seulement 15 d'entre elles en montraient une trace, sous la forme d'une ou de deux petites capsules staminogènes. Les plus belles de ces dernières fleurs ont été fécondées par leur propre pollen dans des sacs et les graines de leurs fruits ont été semées en 1895.

J'en cultivai deux rabats de deux mètres carrés chacun, avec environ 50 plantes par mètre carré. La plupart avaient les fleurs à taches noires de la grand' mère; quelques-unes, cependant, étaient retournées au caractère du grand-père. Parmi celles-ci il n'y en avait que 7 sur environ 40 qui montraient la monstruosité désirée, mais ordinairement à un degré très faible. Deux plantes seulement avaient une couronne pleine dans une fleur à taches blanches. J'en ai fécondé une par son propre pollen.

La culture issue en 1896 de ces graines était pure quant au caractère *Danebrog*, mais pas encore bien riche quant à la polycéphalie. Elle montrait, sur 309 individus:

	s. s. o.	c. s. 1-10	c. ½	c. pl.
Individus.	48	191	58	12

Je n'ai pas récolté des graines sur ce semis, mais je l'ai répété l'année suivante, en semant une autre partie des graines du même fruit. Sur quatre mètres carrés j'avais une culture pure de Danebrog polycéphale, aussi riche en capsules supplémentaires que la culture de l'année passée. En 1898 ma race est devenue aussi riche que la variété mère, au moyen de la sélection en 1897 des quatre individus les plus riches en capsules.

Ce qui m'a frappé le plus dans toutes ces expériences, c'est qu'il est simplement impossible de faire une sélection indépendante de la force individuelle de la plante. On peut certainement éliminer les grands fruits à couronne pauvre, mais nous avons appris à connaître leur origine dans le paragraphe 9. On élimine tous les autres fruits à couronne interrompue, mais ce sont les individus mal nourris dans leur jeunesse. Parmi les plantes assez riches en capsules pour être élues comme porte-graines on n'en trouve pas qui ne devraient pas cette propriété à leur développement vigoureux.

La sélection, dans ce cas, est toujours le choix des individus les mieux nourris pendant la période sensible du caractère en question.

Seulement je n'ai pas encore réussi à trouver une méthode pour traduire ce résultat en chiffres.

§ 13. *Sélection en retour.*

Peut-on, en choisissant chaque année les individus les plus pauvres en carpelles supplémentaires, revenir à une race dépourvue de cette monstruosité? Est-il possible de faire cette sélection indépendamment de la force individuelle des plantes?

Pour répondre à ces questions j'ai fait deux expériences. L'une, dans des conditions de culture aussi normales que possible, a duré de 1893 jusqu'en 1897, tandis que l'autre a été exécutée en 1897 et 1898.

La réponse aux deux questions a été négative, comme on le verra dans la description des expériences qui va suivre.

En 1893 je choisis comme point de départ une fleur terminale à une seule capsule surnuméraire, que j'avais fécondée par son propre pollen. La plante était chétive, le fruit ne mesurait que 1,7 centimètre de diamètre et ne donnait que 1 centimètre cube de graines.

De ces graines j'eus, en 1894, une culture de 86 individus sur 2 mètres carrés; elle ne contenait aucun fruit à moins de sept carpelles secondaires. J'ai fécondé artificiellement trois plantes à 7, 10 et 12 capsules supplémentaires, chacune par son propre pollen, et je semai les graines de chaque fruit séparément en 1895. J'en avais, en tout, environ 100 individus, dont seulement un était dépourvu de capsules staminogènes et dont neuf avaient moins de 7 de ces organes.

Je donne la composition de ces trois récoltes en pour cent, en les comparant aux deux générations précédentes:

	c. s. o.	c. s. 1-6	½ c.	c. ½	c. pl.	c. l.
	—	—	—	—	—	—
1893	0	17	16	29	36	2
1894	0	0	9	26	50	15
1895 (C. S. 7) . .	3	0	21	26	41	9
1895 (C. S. 10) . .	0	16	52	16	16	0
1895 (C. S. 12) . .	0	12	17	17	50	3

Seulement dans le semis des graines du fruit à 10 capsules secondaires il y a eu une rétrogression bien marquée. C'était un fruit qui avait donné 4 centimètres cubes de graines, tandis que les deux autres en produisirent 0,1 et 2 centimètres cubes. Peut-être que la quantité de la récolte n'a pas été sans influence (Voir § 4.).

Je ne fécondai artificiellement que dans la culture issue du fruit à 10 carpelles, où je choisis, dans ce but, trois fleurs terminales, dont deux à 3 et une à 6 capsules secondaires. C'étaient les meilleures pour mon objet, que je pouvais trouver. Leurs fruits étaient petits

et donnèrent peu de graines, qui furent semées en 1896, séparément pour les trois fruits.

La culture de 1896 comprenait 2 mètres carrés portant 180 plantes, divisées en 3 groupes presque égaux. Leur récolte avait la composition suivante en pour cent.

fruit-mère	c. s. o.	c. s. 1-6	½ c.	c. ½	c. pl.
C. S. 3	0	55	34	11	0
C. S. 3	5	32	33	29	0
C. S. 6	7	35	35	24	0

La rétrogression est très marquée, si on compare ces chiffres à ceux de la génération-mère en 1895. Seulement, il y avait presque deux fois plus d'individus sur le même espace. Sans cela je n'aurais certainement pas atteint ce résultat.

Les individus sans capsules surnuméraires étaient très chétifs, petits, à tige grêle, à fruit de 1 centimètre de diamètre. Seul, un d'entre eux atteignit un diamètre du fruit de 2 centimètres et était un peu moins chétif dans tout son port. Toutes ces plantes étaient trop faibles pour être choisies comme porte-graines.

J'ai dû choisir comme porte-graines des plantes à 1–8 capsules secondaires, dont j'ai fécondé par le propre pollen toute une série, dans les trois groupes.

En 1897 j'ai semé les graines de 6 de ces plantes, en donnant à chaque semis 1–2 mètres carrés de terrain. J'ai récolté et compté les fruits de chaque semis séparément, mais comme les nombres étaient petits et ne différaient entre eux que très peu, je ne donne que le résultat moyen de toute la culture. Celle-ci comprenait 289 individus sur 8 mètres carrés; elle était donc de beaucoup plus espacée qu'en 1896. Je trouvai en pour cent:

	c. s. o.	c. s. 1-6	½ c.	c. ½	c. pl.	c. l.
1897	12	41	27	12	7	1

Maintenant il y avait un résultat très clair, dû évidemment à la sélection continue. Les plantes avaient beaucoup de place, ne se trouvant qu'à 36 par mètre carré, condition très favorable au développement des couronnes capsulaires. Et pourtant la moitié d'entre elles étaient très pauvres en carpelles, n'en montrant que 0–6 autour du fruit normal.

Seulement les couronnes pleines et larges ne manquaient pas. La rétrogression, bien que très sensible, était loin de conduire à une perte absolue du caractère monstrueux.

Parmi les 35 plantes sans capsules secondaires il y en avait maintenant qui étaient bien vigoureuses et à fruits assez grands et qui pourraient être choisies avec succès comme porte-graines pour une génération suivante.

Mais le but de mon expérience étant atteint, je ne l'ai pas continuée. J'avais dû choisir dans toutes les quatre générations précédentes les plantes les plus chétives, en excluant seulement celles qui étaient trop faibles pour mûrir leur fruit. J'avais réussi à diminuer très notablement le nombre des couronnes semi-pleines et pleines, sans toutefois voir s'ouvrir une chance d'une perte absolue.

Ma seconde expérience peut être considérée comme une branche de la première. Dans la culture de 1896 je choisis pour elle un fruit terminal à 5 capsules secondaires, auto-fécondé et donnant 4 centimètres cubes de graines. Je semai la plus grande partie de cette récolte sur un rabat de 4 mètres carrés et je laissai se développer les jeunes plantes sans élagage. Elles produisirent des fruits terminaux au nombre de 472. Voici la composition de cette récolte:

	c. s. o.	c. s. 1-6	½ c.	c. ½	c. pl.
	—	—	—	—	—
1897	282	131	56	3	0
En p. 100 . .	60	28	11	1	0

Pour la double raison de la sélection rétrogressive et de la culture très drue (120 par mètre carré) plus de la moitié des plantes n'avait pas de capsules secondaires et les couronnes pleines manquaient totalement.

Je choisis parmi les 282 plantes sans carpelles staminogènes 5 qui avaient les fruits les plus grands; je les fécondai par leur propre pollen à l'exclusion des insectes et je récoltai leurs graines séparément. De chaque plante-mère j'avais en 1898 un rabat de 2 mètres carrés, sur lequel je récoltai et comptai les fruits. Les chiffres obtenus ne différant guère pour les divers rabats, je n'en donne que la moyenne. Le nombre total des individus était 824. Composition en pour cent:

	c. s. o.	c. s. 1-6	½ c.	c. ½	c. pl.
	—	—	—	—	—
1898	19	58	20	2	1

J'ai étudié minutieusement les 156 plantes sans capsules secondaires. Toutes en avaient pourtant de petits tronçons ou au moins des traces bien nettes. Pas un seul individu n'avait perdu absolument la monstruosité.

J'ai compté pour tous ces fruits terminaux le nombre exact des carpelles secondaires, ce qui a conduit à une courbe unilatérale très nette que voici:

C. S. est le nombre de ces organes superflus, I le nombre correspondant des individus.

C. S. . .	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
I.	136	100	86	75	65	51	39	31	24	19
C. S. . .	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
I.	14	13	16	10	4	5	5	3	2	0
C. S. . .	20	21	22	23	24	25	26	27		
I.	0	1	1	0	0	2	0	2		

Ni par la sélection continuée, ni par la sélection accompagnée d'une culture très drue, on ne peut donc arriver à une perte absolue de la monstruosité. Tous les individus en conservent au mois des traces, une grande partie la reproduisent toujours fidèlement, quoique à un degré affaibli.

La monstruosité, quoique très variable et très sensible au traitement, n'en est pas moins absolument permanente. Les atavistes, s'il y en a, ont été trop rares pour se montrer dans mes semis, même dans les conditions les plus désavantageuses pour le développement de la monstruosité.

Conclusions.

1° Dans le pavot somnifère polycéphale le nombre des capsules secondaires dépend des conditions extérieures pendant la période sensible de ce caractère, c'est-à-dire pendant les premières semaines de la vie;

2° Tout ce qui nuit dans cette période à l'évolution de la plante diminue le nombre de ces organes; tout se qui la favorise l'augmente;

3° Si les conditions restent constantes pendant toute la vie, il y a une relation très intime entre la force individuelle et le nombre des capsules par fruit;

4° La sélection progressive conduit à une race riche en organes secondaires, la sélection rétrogressive à une race pauvre en capsules;

5° L'effet de la sélection est donc toujours le même que celui de la nutrition;

6° Pour la sélection on ne trouve pas d'autres individus aptes à servir comme porte-graines que ceux qui doivent ce caractère à une alimentation excessivement riche ou excessivement pauvre durant la période sensible (étendant celle-ci au développement de la graine elle-même);

7° La sélection, dans la variation étudiée, est donc toujours le choix des individus les mieux ou les moins bien nourris pendant la période sensible du développement du caractère sélectionné.

(Volume jubilaire de la Société de Biologie de Paris, 1899, p. 17.)

SUR LA FÉCONDATION HYBRIDE DE L'ALBUMEN.

Les belles recherches de MM. Nawaschine et Guignard ont établi que le tube pollinique des Angiospermes contient deux spermatozoïdes, dont l'un sert à la fécondation de l'oosphère, tandis que l'autre se fusionne avec le noyau central du sac embryonnaire. Ce noyau, qui est le générateur de l'albumen, est donc fécondé en même temps que l'oosphère elle-même.

Pour le cas d'une fécondation hybride on peut déduire de ces observations que l'albumen sera hybridé tout aussi bien que le jeune embryon. Mais ordinairement les albumens manquent de caractères qui pourraient déceler leur origine mixte. Parmi les rares exceptions à cette règle se trouve le *Maïs* sucré, variété ou sous-espèce de *Maïs*, dont l'albumen, au lieu de se remplir d'amidon, se gonfle de sucre. Ce caractère se trahit à l'œil nu sur les épis mûrs parce que les graines, en se desséchant, diminuent de volume, se rident et deviennent transparentes.

En croisant le *Maïs* sucré avec un *Maïs* ordinaire à amidon, on verra donc directement sur les épis si l'albumen est hybridé ou non. Et dans le premier cas on aura une preuve expérimentale et macroscopique en faveur de la conclusion tirée de la découverte de la fécondation de l'albumen. Cette découverte deviendra, par ce moyen, d'une démonstration très facile.

Le Maïs sucré qui a servi pour mes expériences est une variété très pure, dite *blanche*. Ayant acheté des graines, j'ai fait pendant deux années une expérience de contrôle. En 1898 j'avais environ quarante exemplaires et, en 1899, je possédais par leurs graines une seconde génération de soixante plantes, qui donnaient soixante-sept épis pleins de graines, lesquelles toutes, sans aucune exception, étaient sucrées. Il est donc évident que les plantes destinées à mon expérience et issues du même lot originel de graines auraient donné des épis purs de graines sucrées, si je les avais fécondées par leur propre pollen.

La fécondation hybride a eu lieu au mois d'août 1898. Au commencement de ce mois, avant la floraison, j'avais coupé la plus grande partie de chaque inflorescence mâle. Lorsque les stigmates sortirent de leurs bractées, je les saupondrai de temps en temps avec du pollen d'un *Maïs* à amidon, mais sans empêcher tout à fait la fertilisation par le pollen provenant des branches inférieures de leurs propres inflorescences mâles.

La récolte donna dix épis plus ou moins grands et bien couverts

de graines. Chaque épi portait les deux sortes de graines, la majeure partie à amidon, comme le père, les autres à sucre, comme la mère. Ces dernières étaient évidemment dues à l'autofécondation, ce dont je me suis assuré, du reste, en en semant une partie en 1899: elles reproduisirent la variété sucrée tout à fait pure.

Les graines amylacées étaient des hybrides, aussi bien dans leur albumen que dans leur embryon. L'albumen avait tout à fait le caractère du père, bien rempli d'amidon et sans trace visible de sucre, d'un blanc de craie à l'intérieur et d'une surface lisse et sans rides. Il est évident que ces propriétés paternelles lui avaient été communiquées par le second spermatozoïde du tube pollinique.

La présence d'un certain nombre de graines autofécondées et sucrées sert à démontrer l'origine de ces épis; si je les avais fertilisés exclusivement par le pollen de l'autre variété, toutes leurs graines auraient été amylacées, et ils ne se seraient pas distingués visiblement des épis ordinaires à amidon.

Il reste à prouver la nature hybride des embryons de ces graines. Dans ce but j'en ai semé une partie en 1899 et j'ai laissé se féconder les plantes par leur propre pollen. Il y avait trente-deux plantes qui donnèrent trente-cinq épis riches en graines. Tous ces épis étaient de nature mixte. Environ un quart des graines étaient sucrées, les trois autres quarts étaient amylacées. Les premières étaient revenues au caractère de la grand'mère, les dernières montraient celui du père et du grand-père. Le nombre des graines fertiles variait pour la plupart de ces épis entre trois cents et quatre cents.

Les graines amylacées de mes épis croisés de 1898 étaient donc bien des hybrides capables, comme tant d'autres hybrides, de reproduire les types de leurs deux parents. Il est nécessaire de remarquer qu'il n'y avait sur tous ces épis aucune graine intermédiaire, moitié sucrée, moitié amylacée. De telles graines ne se trouvaient pas non plus sur les épis croisés de 1898.

Quand on cultive une variété de *Maïs* à sucre, à côté d'une variété à amidon, le vent peut transporter une partie du pollen de la dernière sur les stigmates de la première. En s'ajoutant aux faits énoncés plus haut, ceci nous explique pourquoi l'on rencontre de temps en temps des épis sucrés contenant quelques graines amylacées. Il est évidemment très facile de se procurer de tels épis et l'on a alors entre les mains une démonstration frappante, quoique accidentelle, de la mémorable découverte de MM. Nawaschine et Guignard.

(4 décembre 1899.)

(Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, T. CXXIX, 1899, p. 973.)

ERNÄHRUNG UND ZUCHTWAHL.

Vorläufige Mittheilung[1]).

Seit etwa zehn Jahren habe ich im Versuchsgarten des Botanischen Gartens zu Amsterdam Culturen über die Beziehungen der Ausbildung des Kranzes von Nebencarpellen bei *Papaver somniferum polycephalum s. monstruosum* zu der Ernährung und der künstlichen Auslese gemacht. Sie ergaben im Allgemeinen, dass wenigstens in diesem Falle die Zuchtwahl nichts anderes ist, als *die Wahl der am besten ernährten Individuen.*

Sehr häufig macht man einen Unterschied zwischen der von der Ernährung, d. h. von den Lebensmedien im Allgemeinen, bedingten und einer angeblich von diesen letzteren unabhängigen Variabilität. Aber offenbar muss, zuguterletzt, jede Abweichung vom Mittel ihre Ursache in äusseren Einflüssen haben. Es rührt jene Unterscheidung wahrscheinlich von der landwirtschaftlichen Praxis her, welche die Exemplare der Ränder der Aecker und der Geilstellen erfahrungsgemäss von der Zuchtwahl ausschliesst, da diese letztere ja eine Adaptation an normale Wachsthumsverhältnisse beabsichtigt.

Fällt der fragliche Unterschied hinweg, so fällt auch auf dem Gebiete der continuirlichen Variabilität der Unterschied zwischen *erworbenen* und *nicht erworbenen* Eigenschaften. Nennt man die durch die Ernährung bedingten Abweichungen vom Mittel erworben, so sind gerade diese erblich und bilden gerade sie das Material für die Selection und Accumulation.

Die Lebensmedien beeinflussen die einzelnen Charactere offenbar nur während ihrer Entwickelungsperiode. Sobald oder bereits einige Zeit bevor die fraglichen Gebilde am Vegetationskegel sichtbar werden, geht diese empfindliche Periode zu Ende. Solches tritt für die in Carpelle umgewandelten Staubfäden unserer Pflanze etwa in der siebenten Woche nach dem Anfang der Keimung ein. Die Einwirkung äusserer Bedingungen war in den Versuchen somit auf diese Periode beschränkt; Controllversuche zu späterer Zeit bestätigten die Folgerung.

Die Umwandlung der inneren Staubgefässe beim Mohn bildet einen sehr variablen und von äusseren Einflüssen im höchsten Grade abhängigen und dennoch durch Zuchtwahl accumulirbaren Character.

---

1) Die ausführliche Arbeit ist unter dem Titel Alimentation et Sélection erschienen; vergl. *Opera VI,* S. 174.

Sie ist somit besonders geeignet um zu erforschen, ob es neben der abhängigen auch eine von den Lebensmedien unabhängige Variabilität giebt.

Die Anzahl der überzähligen Carpelle wechselt zwischen fast 0 und über 150. Ebenso wechselnd ist auch der Grad ihrer Ausbildung. Häufig sind sie aber in kleineren oder grösseren Gruppen derart verwachsen, dass ein genaues Abzählen äusserst schwierig wird. Es wird daher bei den Versuchen in der Regel unterschieden zwischen Blüthen mit 1—10 Carpellen, mit weniger oder mehr als einen halbem Kranze, oder mit einem gerade geschlossenen oder stark gefüllten Kranze von überzähligen Carpellen.

In gewöhnlichen Aussaaten bilden die halben Carpellenkränze die Mehrzahl, um diese gruppiren sich die übrigen nach den bekannten Gesetzen der individuellen Variabilität.

Die verschiedenen Blüthen einer einzelnen Pflanze sind unter sich sehr ungleich, die Endblüthe ist unter normalen Verhältnissen stets reicher, meist viel reicher als die axillären Blüthen. So betrug z. B. die Anzahl der Nebencarpelle:

Pflanze	Nr. 1	2	3	4	5	6	7	8
Endblüthe	120	120	70	65	30	25	5	2
Seitenblüthe	60	0	15	0	3	25	3	0
Zweite dito	20	—	5	—	—	—	1	0

Herbstblüthen aus tieferen Achselknospen oder aus secundären Achselknospen sind auch auf den besten Erben meist ohne Nebencarpelle.

Die Grösse resp. das Gewicht der Frucht der Endblüthe ist das beste und gleichzeitig das bequemste und einfachste Mass der individuellen Kraft eines Papavers. Beide gehen stets parallel, vorausgesetzt, dass nicht während des Wachsthumes die Lebensbedingungen sich verändert haben. Waren diese in den ersten sechs Wochen z. B. ungünstig, nachher aber günstig, so bekommt man grosse Früchte mit wenigen Nebencarpellen. Abgesehen von dieser Ausnahme weisen die Culturen einen fast vollständigen Parallelismus zwischen der Grösse der Frucht und der Anzahl der Carpelle nach. Ich gebe als Beispiel eine Cultur von 239 Pflanzen, in Procenten für die einzelnen Gruppen:

Höhe der Frucht	0,5—1 cm	1—1,5 cm	1,5—2 cm
Ohne Nebencarpelle	31 %	61 %	8 %
Kranz weniger als halbgefüllt .	6 %	53 %	41 %
Mehr als halbgefüllt	0 %	40 %	60 %
Voller Kranz	0 %	25 %	75 %.

Ausnahmen von diesen Regeln gab es in der langen Reihe von Jahren dieser Culturen und auch bei grosser Ausdehnung nicht. Bei gleichbleibenden Lebensbedingungen *ist es nicht möglich, unabhängig von der individuellen Kraft, eine Zuchtwahl nach der Anzahl der Nebencarpelle vorzunehmen.*

Beim Ausjäten der überflüssigen Pflanzen auf den Beeten, in der ersten Jugend, entfernt man gewöhnlich die schwächsten. Diese sind aber die Individuen mit der geringsten Polycephalie; es kann somit durch starkes Ausjäten der mittlere Gehalt eines Beetes ganz bedeutend gesteigert werden. In Controllversuchen ist daher das Ausjäten vorzunehmen, wenn unerlässlich, bevor die individuellen Differenzen anfangen sich zu zeigen.

Die Unterschiede zwischen leichteren und schweren Samen, zwischen den Samen grösserer und schwächerer Früchte und zwischen der End- und Seitenfrucht einer selben Pflanze fallen gegenüber den während der Keimung wirkenden Einflüssen nur unerheblich ins Gewicht.

Weiter oder gedrungener Stand während der ersten Wochen, guter oder schlechter Boden, kräftige oder ärmliche Düngung, Besonnung oder Schatten während dieser Zeit sind die wichtigsten Factoren, welche für jede einzelne Pflanze den Grad der Polycephalie bestimmen.

Eine Aussaat unter starker Düngung mit Guano resp. gedämpftem Hornmehl gab 75 Proc. resp. 90 Proc. Pflanzen mit schönem, vollem Kranze, während ein Controllversuch ohne Düngung deren nur 54 Proc. gab.

Auf dürrem Sand sank dagegen diese Zahl bis 9 Proc., in einem Falle sogar auf 0 herab. Die einzelnen Parzellen umfassten in diesen Versuchen meist je etwa 100 Individuen.

Gedrängte Aussaat (1 ccm pro qm) gab auf 580 Pflanzen nur 2 bis 5 Proc. Individuen mit vollem Kranze, während der Controllversuch (0,3 ccm pro qm) auf 182 Pflanzen deren 53—75 Proc. gab. Jeder Versuch umfasste 4 qm und war in eine stark und eine schwach gedüngte Hälfte getheilt, daher die doppelten Zahlen.

Ohne Besonnung, im Baumschatten, lieferten die Culturen gar keine Pflanzen mit guten Kränzen von Nebencarpellen, während das besonnte Controllbeet deren 21 Proc. gab. Hielt man die Aussaaten auf den Beeten (ohne zu verpflanzen) in der Jugend unter Glas, so nahm dagegen diese Zahl bis zu 55 Proc. zu, u. s. w.

Ich erwähnte oben der Ausnahme von der Regel des Parallelismus zwischen individueller Kraft und Ausbildungsgrad der Polycephalie.

Diese Ausnahme erhält man am einfachsten, wenn man die Pflanzen in den ersten Wochen der Keimung aus der Erde nimmt und verpflanzt. Auf kurze Zeit wird dadurch die normale Entwickelung gestört; die Pflänzchen erholen sich zwar bald wieder, aber dann ist die empfindliche Periode der Polycephalie vorüber. Solche Exemplare werden ganz auffallend kräftig, mit grossen schweren Früchten und mehreren Seitenblüthen. Ihre Endblüthe ist aber fast stets arm an Carpellen, hat deren oft nur 1—3 oder wenige mehr und bringt es nur ganz selten zu einem halben oder fast vollen Kranze. Dagegen sind hier bisweilen die Seitenblüthen ebenso reich oder sogar reicher an Carpellen als die Endblüthe. Dieser Versuch wurde mit gleichem Erfolg mit der gewöhnlichen rothblühenden Form und mit einem neuen Bastarde: *Papaver somniferum polycephalum Danebrog* angestellt.

Die Selectionsversuche wurden in zwei Richtungen angestellt: die eine behufs Vermehrung, die andere behufs Verminderung der Anzahl der Nebencarpelle. Letztere Versuchsanstellung kann als Retourselection bezeichnet werden.

Der polycephale Papaver ist für die Selection sehr empfindlich. Aus vereinzelt unter anderen Aussaaten vorgefundenen Individuen mit wenigen Nebencarpellen kommt man durch Isolirung und Auslese sehr bald zu einer, der Handelsrasse gleichwerthigen Familie. Ebenso verhielt es sich bei der soeben erwähnten Kreuzung.

Wählt man aus einer Aussaat Individuen mit verschiedener Ausbildung der Polycephalie, befruchtet man sie rein mit dem eigenen Blüthenstaub und säet man ihre Samen getrennt, aber unter möglichst gleichen Bedingungen, so entspricht die Zusammensetzung der Nachkommenschaft dem Character der Mutterpflanze, z. B.

	Ohne Neb.	Halber Kranz.	Voller Kranz.
Mutterfrucht			
mit 50 Nebencarp.	50 %	32 %	16 %
mit 60—100 „	39 %	39 %	22 %.

Durch fortgesetzte Zuchtwahl kann man dann im Laufe von 2—3 Generationen den Gehalt an guten Erben noch wesentlich verbessern.

Es war auch in diesen ausgedehnten Versuchen einfach unmöglich, eine von der individuellen Kraft unabhängige Wahl zu treffen. Der Parallelismus erleidet nur die oben erwähnte Ausnahme, welche von einer nachträglichen Umänderung der Lebensmedien bedingt ist. Die Keimungs- und Wachsthumsbedingungen sind auf dem-

selben Beete trotz aller Sorgen stets für die einzelnen Individuen verschiedene, und wenn man auf Reihen ausgesäet und stets alle Manipulationen selbst ausgeführt hat, so lassen sich die Umstände, denen jede einzelne Pflanze in der Jugend ausgesetzt war, zur Zeit der Blüthe meist noch leicht beurtheilen. Die kräftigen, carpellenreichen Pflanzen sind dann diejenigen, welche durch freien Stand und hinreichende Feuchtigkeit ihre Blätter am frühesten entfalten konnten; die ärmlichen Pflanzen standen mehr trocken oder fingen zu früh an sich zu berühren.

Die durch die Lebensmedien bedingten günstigen Abweichungen vom mittleren Typus ergaben sich somit als erblich.

Genau so verhielt es sich bei der Retourselection. Diese ergab überdies das wichtige und älteren Angaben entgegengesetzte Resultat, dass man durch Selection nicht zum völligen Verluste der Polycephalie gelangen kann. D. h. dass man auf diesem Wege das *Papaver somniferum polycephalum* nicht in gewöhnliches *P. somniferum* überzuführen im Stande ist. Stets werden, auch unter Tausenden von Individuen, die ärmsten noch Spuren der Umbildung zeigen. Diese Spuren können ganz geringe sein; sie sind in älteren Versuchen wohl einfach übersehen worden; sie fehlen aber nie. Und dass auch solche Individuen noch völlig zu der Unterart gehören, das zeigt sich jedesmal bei der Aussaat ihrer (selbstbefruchteten) Samen. Man braucht diese nur unter ganz besonders günstigen Bedingungen auszusäen, um wiederum eine fast normale Cultur zu haben.

Zwei Versuche über Retourselection wurden angestellt. Der eine, unter möglichst normalen Bedingungen, dauerte von 1893 bis Ende 1897; der andere, in Verbindung mit ungünstigen Bedingungen, fand 1897 und 1898 statt. In beiden Fällen nahm der mittlere Gehalt der Culturen an Polycephalie in den aufeinanderfolgenden Jahren regelmässig ab, ohne aber auch nur annähernd zu verschwinden. Aus meinen Versuchen wähle ich hier die folgende Uebersicht[1]):

	C. 0.	C. 1—6.	½ K.	K. ½.	Voller K.	Pracht-K.
1893	0	17	16	29	33	2
1894	0	0	9	26	50	15
1895	0	16	52	16	16	0
1896	5	32	33	29	0	0
1897	12	41	27	12	7	1.

1) C. 0 = ohne Nebencarpelle; C. 1—6 = mit 1—6 Nebencarpelle; ½ K. = weniger als ein halber Kranz; K. ½ = mehr als ein halber Kranz; K. = Kranz.

Es ist selbstverständlich nicht leicht, die Lebensmedien in den aufeinanderfolgenden Jahren hinreichend gleichmässig zu haben; Unregelmässigkeiten in den Zahlen können also nicht befremden; sie beeinträchtigen das Endresultat aber nicht.

Die Ernährung in der empfindlichen Periode und die Zuchtwahl wirken also stets in demselben Sinne; die bessere Ernährung bildet kräftigere Individuen mit zahlreicheren Nebencarpellen aus; die geringere Ernährung liefert carpellenarme Schwächlinge. Die Zuchtwahl wählt daher als extreme Varianten einerseits die am besten, andererseits die am schlechtesten ernährten Exemplare aus. Ihre Eigenschaften zeigen sich aber als erblich und als akkumulirbar durch wiederholte Auslese.

Für die Selbstbefruchtung, welche bei *Papaver* oft ohne künstliche Hilfe stattfindet, wurden die Blüthen einzeln in Säcken von transparentem Pergamyn eingeschlossen.

(Biolog. Centralblatt, Bd. XX, 1900, S. 193.)

SUR LA LOI DE DISJONCTION DES HYBRIDES.

D'après les principes que j'ai énoncés ailleurs (*Intracellulare Pangenesis*, 1889) les caractères spécifiques des organismes sont composés d'unités bien distinctes. On peut étudier expérimentalement ces unités soit dans des phénomènes de variabilité et de mutabilité, soit par la production des hybrides. Dans le dernier cas on choisit de préférence les hybrides dont les parents ne se distinguent entre eux que par un seul caractère (les monohybrides), ou par un petit nombre de caractères bien délimités, et pour lesquels on ne considère qu'une ou deux de ces unités en laissant les autres de côté.

Ordinairement les hybrides sont décrits comme participant à la fois des caractères du père et de la mère. A mon avis on doit admettre, pour comprendre ce fait, que les hybrides ont quelques-uns des caractères simples du père et d'autres caractères également simples de la mère. Mais quand le père et la mère ne se distinguent que sur un seul point, l'hybride ne saurait tenir le milieu entre eux; car le caractère simple doit être considéré comme une unité non divisible.

D'autre part l'étude des caractères simples des hybrides peut fournir la preuve la plus directe du principe énoncé. L'hybride montre toujours le caractère d'un des deux parents et cela dans toute sa force; jamais le caractère d'un parent, manquant à l'autre, ne se trouve réduit de moitié.

Le Tableau qui suivra donnera quelques exemples. Ordinairement c'est le caractère de l'espèce qui l'emporte sur celui de la variété ou le caractère le plus ancien qui l'emporte sur le plus jeune. Mais j'ai observé diverses exceptions à ces règles.

Dans l'hybride le caractère simple différenciel d'un des parents est donc visible ou *dominant*, tandis que le caractère antagoniste est à l'état latent ou *récessif*[1]).

Ces caractères antagonistes restent ordinairement combinés pendant toute la vie végétative, l'un dominant, l'autre latent. Mais dans la période générative ils sont disjoints. Chaque grain de pollen et chaque oosphère ne reçoit que l'un des deux.

---

1) Dans cet article je ne m'occupe que des vrais hybrides, en laissant de côté les faux hybrides de M. Millardet.

Pour les monohybrides on a donc la thèse *que leur pollen et leurs ovules ne sont plus hybrides*, qu'ils ont le caractère pur de l'un des parents. Et la même proposition peut être soutenue pour les autres (di- et polyhybrides), quand on ne considère chaque fois qu'un seul caractère simple.

De ce principe on peut déduire presque toutes les lois qui gouvernent la distribution des caractères dans les descendants des hybrides. J'en ai contrôlé une partie par l'expérience, mais je me bornerai ici à résumer les expériences qui établissent la principale de ces lois.

Ayant cultivé quelques centaines d'individus provenant des graines de différents hybrides, auxquelles j'ai eu soin d'assurer une fécondation croisée pure, j'ai trouvé pour les produits la proportion suivante d'individus présentant le caractère récessif:

Parent ayant le caractère dominant.	Parent ayant le caractère récessif.	Proportion des hybrides à caractère récessif.
Agrostemma Githago	*A. nicaeensis*	24 pour 100
Chelidonium majus	*C. laciniatum*	26 ,,
Coreopsis tinctoria	*C. brunea*	25 ,,
Datura Tatula	*D. Stramonium*	28 ,,
Hyoscyamus niger	*H. pallidus*	26 ,,
Lychnis diurna (rouge)	*L. vespertina* (blanc).	27 ,,
Lychnis vespertina (poilu) ...	*L. glabra*	28 ,,
Oenothera Lamarckiana	*Oe. brevistylis*	22 ,,
Solanum nigrum	*S. chlorocarpum*	24 ,,
Trifolium pratense	*T. album*	25 ,,
Veronica longifolia	*V. alba*	22 ,,

On voit que la proportion des hybrides à caractère récessif est toujours voisine de 25 pour 100.

La culture d'une génération ultérieure permet de faire une distinction parmi les 75 pour 100 d'individus présentant le caractère dominant. Je cite comme exemple un croisement du Pavot à tache basale noire sur les pétales avec celui à tache blanche.

Si l'on sème des graines hybrides de ces deux variétés, en appelant N les pieds à taches noires et B les pieds à taches blanches, on obtient, comme pour les précédentes:

75 pour 100 N et 25 pour 100 B.

Mais une seconde culture des graines fournies par les pieds N, auto-fécondées et semées pour les graines provenant de chaque plante dans un carré isolé, donne pour 25 des 75 pieds une descendance pure à pétales noirs et pour les 50 autres un mélange de

pieds à pétales noirs et de pieds à pétales blancs dans la proportion de 37,5 N pour 12,5 B.

On a donc en somme, en réunissant les résultats des deux cultures successives :

100 graines hybrides de N et de B		
75 N		25 B
25 N	50 N B	,,
—	—	
25 N	37,5 N + 12,5 B	,,

J'ai encore étudié deux autres générations successives de ces mêmes hybrides. Ils ont répété chaque fois le même phénomène de disjonction.

J'ai obtenu les mêmes résultats avec les hybrides de maïs à sucre et de maïs à amidon, dans lesquels les albumens sont visiblement hybrides en même temps que les embryons.

On peut condenser l'ensemble de ces résultats, en supposant que les deux qualités antagonistes, dominante et récessive, sont disposées par parties égales sur le pollen ainsi que sur les ovules.

Si l'on appelle D les grains de pollen ou les ovules ayant un caractère dominant et R ceux qui ont le caractère récessif, on peut se représenter le nombre et la nature des hybrides par la formule représentative suivante, dans laquelle les nombres D et R sont égaux :

$$(D + R)\,(D + R) = D^2 + 2\ DR + R^2$$

Cela revient à dire qu'il y aura 25 pour 100 de D, 50 pour 100 de DR et 25 pour 100 de R.

Les individus D auront le caractère dominant pur, l'ayant hérité du père et de la mère. De la même façon les individus R auront le caractère récessif pur, tandis que DR seront des hybrides. Ceux-ci porteront le caractère dominant apparent et le caractère récessif latent.

On ne pourra distinguer les 25 pour 100 D des 50 pour 100 DR que par une seconde culture.

L'ensemble de ces expériences met donc en évidence la loi de disjonction des hybrides et vient confirmer les principes que j'ai énoncés sur les caractères spécifiques considérés comme des unités distinctes.

(26 mars 1900.)

(Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, T. CXXX, 1900, p. 845.)

DAS SPALTUNGSGESETZ DER BASTARDE.

Vorläufige Mittheilung[1]).

Nach der Pangenesis ist der ganze Charakter einer Pflanze aus bestimmten Einheiten aufgebaut. Diese sogenannten Elemente der Art oder Elementarcharaktere denkt man sich an materielle Träger gebunden. Jedem Einzelcharakter entspricht eine besondere Form stofflicher Träger[2]). Uebergänge zwischen diesen Elementen giebt es ebenso wenig wie zwischen den Molecülen der Chemie.

Dieses Princip bildet für mich seit vielen Jahren den Ausgangspunkt meiner Untersuchungen. Viele wichtige Folgerungen lassen sich aus ihm ableiten und experimentell prüfen. Meine Versuche liegen zum Theil auf dem Gebiete der Variabilität[3]) und Mutabilität, zum Theil auf dem der Bastarde.

Auf diesem letzteren Gebiete fordert es aber eine vollständige Umwandlung der Ansichten, von denen die Forschung auszugehen hat. Es verlangt, dass „*das Bild der Art gegenüber seiner Zusammensetzung aus selbstständigen Factoren in den Hintergrund*" trete[4]). Die jetzige Bastardlehre betrachtet die Arten, Unterarten und Varietäten als die Einheiten, deren Combinationen in den Bastarden erzielt und studirt werden sollen. Man unterscheidet zwischen den Blendlingen der Varietäten und den echten Hybriden der Arten. Je nach der Anzahl der elterlichen Typen spricht man von diphylen bis polyphylen Bastarden, von Tripel-, Quadrupel-Hybriden u. s. w.

Diese Betrachtungsweise ist nach meiner Ansicht für die physiologische Forschung aufzugeben. Sie genügt für systematische und gärtnerische Zwecke, nicht aber für eine tiefere Erkenntniss der Arten.

An seine Stelle ist das *Princip der Kreuzung der Artmerkmale* zu stellen. Die Einheiten der Artmerkmale sind dabei als scharf

---

1) Die ausführliche Beschreibung meiner Versuche und die theoretische Auseinandersetzung beabsichtige ich in einem grösseren Werke über die empirischen Einheiten der Artmerkmale und deren Entstehung: „Die Mutationstheorie" demnächst zu veröffentlichen.

2) Intracellulare Pangenesis, *Opera V,* S. 42—51. Für die gegentheilige Ansicht, daß jeder materielle Träger den ganzen Artcharakter vergegenwärtige, vergl. ibid., S. 33—41.

3) *Opera V,* S. 494.

4) Intracellulare Pangenesis, *Opera V,* S. 17.

getrennte Grössen zu betrachten und zu studiren. Sie sind als von einander unabhängig zu behandeln, überall und so lange keine Gründe für das Gegentheil vorliegen. In jedem Kreuzungsversuche ist dabei nur ein Charakter oder eine bestimmte Anzahl solcher in Betracht zu ziehen; die übrigen können einstweilen ausser Acht gelassen werden. Oder vielmehr ist es gleichgültig, ob die Eltern sich noch in weiteren Punkten von einander unterscheiden. Für die Versuche bilden aber offenbar die Bastarde, deren beide Eltern nur in einem Merkmal verschieden sind, die einfachsten Fälle (*Monohybriden*, im Gegensatz zu den *Di—Polyhybriden*).

Weichen die Eltern eines Bastards von einander nur in einem Punkte ab, oder zieht man nur eine oder einige wenige ihrer Differenzpunkte in Betracht, so sind sie in diesen Eigenschaften *antagonistisch*, in allen anderen gleich oder für die Berechnung gleichgültig. Der Kreuzungsversuch wird dadurch auf die antagonistischen Eigenschaften beschränkt.

Meine Versuche haben mich zu den beiden folgenden Sätzen geleitet[1]):

1. *Von den beiden antagonistischen Eigenschaften trägt der Bastard stets nur die eine*, und zwar in voller Ausbildung. Er ist somit von einem der beiden Eltern in diesem Punkte nicht zu unterscheiden. Mittelbildungen kommen dabei nicht vor.

2. *Bei der Bildung des Pollens und der Eizellen trennen sich die beiden antagonistischen Eigenschaften.* Sie folgen dabei in der Mehrzahl der Fälle einfachen Gesetzen aus der Wahrscheinlichkeitsrechnung.

Diese beiden Sätze sind in den wesentlichsten Punkten bereits vor langer Zeit von Mendel für einen speciellen Fall (Erbsen) aufgestellt worden[2]). Sie sind aber wieder in Vergessenheit gerathen und verkannt[3]). Sie besitzen nach meinen Versuchen für die echten Bastarde allgemeine Gültigkeit.

Das Fehlen von Mittelbildungen zwischen je zwei einfachen antagonistischen Eigenschaften im Bastard ist vielleicht der beste

1) Von den „faux hybrides“ von Millardet ist im Folgenden einstweilen völlig abgesehen.

2) Gregor Mendel, Versuche über Pflanzenhybriden, in Verh. des Naturforscher-Vereins in Brünn. IV. Bd. 1865, S. 1. Diese wichtige Abhandlung wird so selten citirt, dass ich sie selbst erst kennen lernte, nachdem ich die Mehrzahl meiner Versuche abgeschlossen und die im Text mitgetheilten Sätze daraus abgeleitet hatte.

3) Vergl. W. O. Focke, Die Pflanzenmischlinge, S. 110.

Beweis dafür, dass solche Eigenschaften wohl abgegrenzte Einheiten sind[1]).

Und für die Richtigkeit dieses Satzes können zahllose Beispiele, theils aus meiner eignen Erfahrung, theils aus der Litteratur beigebracht werden. Dass Polyhybride so oft Zwischenformen darstellen, beruht offenbar darauf, dass sie einen Theil ihrer Merkmale vom Vater, einen anderen Theil von der Mutter geerbt haben. Bei Monohybriden ist solches aber nicht möglich.

Von den beiden antagonistischen Eigenschaften nennt Mendel die im Bastard sichtbare die *dominirende*, die latente aber die *recessive*.

Gewöhnlich ist die systematisch höhere Eigenschaft die dominirende, oder bei bekannter Abstammung die ältere, z. B.:

dominirend	recessiv
Papaver somniferum, hohe Form .	*P. s. nanum*
Antirrhinum majus, roth	*A. m. album.*
Polemonium coeruleum, blau . . .	*P. c. album.*

Und bei bekannter Abstammung z. B.:

dominirend	recessiv	bekannt seit:
Chelidonium majus	*C. laciniatum* . .	± 1590
Oenothera Lamarckiana . . .	*O. brevistylis* . . .	± 1880
Lychnis vespertina, (behaart)	*L. v. glabra* . . .	± 1880

Wendet man diese Regel als Analogie auf andere Fälle an, so kommt man bisweilen in Widerspruch mit der herrschenden systematischen Auffassung, z. B.:

dominirend	recessiv
Datura Tatula	*D. Stramonium.*
Zea Mays (nacktsamig) . . .	*Z. cryptosperma.*

Bei Artbastarden (Polyhybriden), wo das gegenseitige Alter der Eltern unbekannt zu sein pflegt, lassen sich vielleicht aus den Kreuzungsversuchen Schlüsse darauf ziehen, z. B. in Bezug auf die Blüthenfarbe:

dominirend	recessiv
Lychnis diurna (roth)	*L. vespertina* (weiss).

Das Spaltungsgesetz der Bastarde.

Im Bastard liegen die beiden antagonistischen Eigenschaften als Anlagen neben einander. Im vegetativen Leben wird gewöhnlich nur die dominirende sichtbar. Ausnahmen sind selten; ein Beispiel

---

1) Intracellulare Pangenesis, *Opera V*, S. 17 und 18.

bieten manche sectoriale Spaltungen. So bildet *Veronica longifolia* (blau) × *V. longifolia alba* bei mir nicht selten Trauben, deren Blüthen auf der einen Seite weiss, auf der anderen blau sind.

Bei der Bildung der Pollenkörner und Eizellen trennen sie sich. Die einzelnen Paare antagonistischer Eigenschaften verhalten sich dabei unabhängig von einander. Aus dieser Trennung ergiebt sich das Gesetz:

Die Pollenkörner und Eizellen der Monohybriden sind keine Bastarde, sondern gehören rein dem einen oder dem anderen der beiden elterlichen Typen an. Für Di—Polyhybride gilt dasselbe in Bezug auf jede Eigenschaft für sich betrachtet[1]).

Aus diesem Satze lässt sich die Zusammensetzung der Nachkommenschaft berechnen, und mittels dieser Berechnung lässt sich die Gültigkeit des Satzes experimentell beweisen. Im einfachsten Fall wird die Spaltung offenbar nach gleichen Hälften stattfinden und bekommt man also:

50 Proc. dom. + 50 Proc. rec. Pollenkörner und
50 Proc. dom. + 50 Proc. rec. Eizellen.

Nennt man d = dominirend und r = recessiv, so giebt die Befruchtung:

$$(d + r)\ (d + r) = d^2 + 2\ dr + r^2$$

oder: 25 Proc. d + 50 Proc. dr + 25 Proc. r.

Die Individuen d und d^2 haben nur die dominirende, die Exemplare r und r^2 nur die recessive Eigenschaft, während die d r offenbar Bastarde sind.

Bei Selbstbefruchtung, sei es isolirt, sei es in Gruppen, liefern somit die Bastarde der ersten Generation in Bezug auf jedes einzelne Merkmal

25 Proc. Exemplare mit der Eigenschaft des Vaters,
25 „ „ „ „ „ der Mutter,
50 „ „ welche wiederum Bastarde sind.

Nach dem ersten Hauptsatze haben die Bastarde das dominirende Merkmal und erhält man also

75 Proc. Exemplare mit dem dominirenden Merkmal,
25 „ „ „ „ recessiven „

Diese Zusammensetzung fand ich in sehr vielen Versuchen bestätigt, z. B.:

1) Die Combinationen finden nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung statt.

A. Nach künstlicher Kreuzung:

Dominirend	Recessiv	Rec.	Jahr der Kreuzung
Agrostemma Githago	*nicaeensis* . .	24 Proc.	1898
Chelidonium majus	*laciniatum* . .	26 ,,	1898
Hyoscyamus niger	*pallidus* . . .	26 ,,	1898
Lychnis diurna	*L. vesp.* (weiss)	27 ,,	1892
,, *vespertina* (behaart) . . .	*glabra*	28 ,,	1892
Oenothera Lamarckiana	*brevistylis* . .	22 ,,	1898
Papaver somnif. Mephisto	*Danebrog* . .	28 ,,	1893
,, ,, *nanum* (einfach) .	gefüllt	24 ,,	1894
Zea Mays (stärkehaltig)	*saccharata* . .	25 ,,	1898

B. Nach freier Kreuzung z. B.:

Dominirend	Recessiv	Rec.	Versuchsjahr
Aster Tripolium	*album*	27 Proc.	1897
Chrysanthemum Roxburghi (gelb) .	*album*	23 ,,	1896
Coreopsis tinctoria	*brunnea* . . .	25 ,,	1896
Solanum nigrum	*chlorocarpum* .	24 ,,	1894
Veronica longifolia	*alba*	22 ,,	1894
Viola cornuta	*alba*	23 ,,	1899

Im Mittel aller dieser Versuche 24,93 Proc.

Die Versuche umfassten gewöhnlich einige hundert, bisweilen etwa 1000 Exemplare. Mit vielen anderen Arten erhielt ich entsprechende Resultate.

Die Unterscheidung der übrigen 75 Proc. in die zwei angeführten Gruppen ist viel umständlicher. Sie fordert, dass eine Anzahl Exemplare mit dem dominirenden Merkmal mit dem eigenen Pollen befruchtet werden und dass im nächsten Jahre für jede Pflanze die Nachkommenschaft cultivirt und gezählt wird. Ich habe diesen Versuch 1896 mit *Papaver somniferum* Mephisto × Danebrog ausgeführt und erhielt danach für die Zusammensetzung der ersten Generation von 1895:

Dominirend	(Mephisto)	24 Proc.
Bastarde	(mit ± 25 Proc. Danebr.)	51 ,,
Recessiv	(Danebrog)	25 ,,

Es entspricht dieses Resultat der oben angegebenen Formel. Oder richtiger: Aus diesen Zahlen habe ich die Formel zuerst abgeleitet.

Das dominirende und das recessive Merkmal zeigen sich dabei in der Nachkommenschaft constant, so weit sie durch die Spaltung

isolirt waren. Die Bastarde aber spalten sich wieder nach demselben Gesetze. Sie lieferten in diesem Versuch im Mittel 77 Proc. mit dominirendem und 23 Proc. mit recessivem Merkmal.

Dieses Verhalten bleibt im Laufe der Jahre dasselbe. Ich habe diesen Versuch noch durch zwei weitere Generationen fortgesetzt. Die 50 Proc. Bastarde spalten sich, die 25 Proc. dominirenden bleiben constant.

Aus dem Hauptsatze des Spaltungsgesetzes lassen sich noch verschiedene andere Folgerungen ableiten, durch welche eine experimentelle Prüfung möglich ist.

Zum Beispiel, wenn man einen Bastard mit dem Pollen eines der beiden Eltern, oder umgekehrt einen von den elterlichen Typen mit dem Bastard befruchtet, so bekommt man:

$$(d + r)\ d = d^2 + dr \text{ und}$$
$$(d + r)\ r = dr + r^2.$$

Im ersten Falle also nur Pflanzen, welche zwar theils Bastard, theils reine Formen sind, welche aber alle das dominirende Merkmal zur Schau tragen. Im zweiten aber theils Hybride mit dem dominirenden, theils reine Exemplare mit dem recessiven Merkmal, und zwar in gleicher Anzahl, also sieht man:

50 Proc. dominirend (Hybride),
50 „ recessiv . (rein).

Ich fand z. B.:

		Rec.	Versuchsjahr
Clarkia pulchella	×× weiss . .	50 Proc.	1896
Oenothera Lamarckiana .	×× *brevistylis*	55 „	1895
Silene Armeria (roth) . .	×× weiss . .	50 „	1895

Dasselbe Gesetz gilt, wie gesagt, auch wenn man Dihybriden untersucht oder von Polyhybriden zwei Paare antagonistischer Merkmale studirt. Ich wähle als Beispiel eine 1897 von mir ausgeführte Kreuzung der stachligen *Datura Tatula* mit *Datura Stramonium inermis*. Nach einer bekannten Regel sind die Bastarde unter sich gleich unabhängig davon, welche Form die Eizellen und welche den Pollen lieferte. Sie blühen blau und tragen stachelige Früchte. Einige Blüthen wurden mit dem eigenen Pollen befruchtet und ihre Samen 1899 gesäet. Schon bei der Keimung waren an der Farbe des Stengels die blaublühenden von den weissen zu unterscheiden. Ich fand:

Blau (domin. + hybr.) . . . . 72 Proc.
Weiss (recessiv) . . . . 28 „

was sich bei der Blüthe bestätigte. In Bezug auf die Früchte gab es:

Dornlose, unter den blauen	. . . .	26,8 Proc.
„ „ „ weissen	. . . .	28,0 „
Im Mittel	. . . .	27,4 „

Es lässt sich hieraus für fast alle Fälle die Zusammensetzung der Nachkommenschaft berechnen. Nennt man z. B. A. das eine und B. das andere Paar antagonistischer Eigenschaften, so hat man für Dihybriden in Bezug auf:

A.	25 Proc. Dom.	50 Proc. D × R.	25 Proc. Rec.
B.	6,25 d, 12,5 dr, 6,25 r;	12,5 d, 25 dr, 12,5 r;	6,25 d, 12,5 dr, 6,25 r.

Es giebt also 6,25 Proc. Exemplare, welche in beiden Hinsichten rein dominirend, und ebenso viele, welche in beiden Hinsichten rein recessiv sind u. s. w.

Wendet man ferner den Satz an, dass die Bastarde das dominirende Merkmal zur Schau tragen, so findet man für die sichtbaren Eigenschaften der Nachkommenschaft:

1. A. dom. + B. rec.	. . .	18,75 Proc.
2. A. rec. + B. dom.	. . .	18,75 „
3. A. dom. + B. dom.	. . .	56,26 „
4. A. rec. + B. rec.	. . .	6,25 „

Als Belag führe ich beispielsweise noch den folgenden Versuch an. *Trifolium pratense album* wurde mit *Trifolium pratense quinquefolium* gekreuzt; die weissen Blüthen und die dreizähligen Blätter sind gegenüber den antagonistischen Artmerkmalen recessiv. Ich fand für die Nachkommenschaft der Bastarde:

		Berechn.
1. Roth und dreizählig	13 Proc.	19 Proc.
2. Weiss und fünfzählig	21 „	19 „
3. Roth und fünfzählig	61 „	56 „
4. Weiss und dreizählig	5 „	6 „

auf etwa 220 Pflanzen.

In ähnlicher Weise sind die Berechnungen und Versuche für Tri—Polyhybriden anzustellen.

Es gelingt häufig, durch die Spaltungsversuche einfache Eigenschaften in mehrere Factoren zu zerlegen. So ist z. B. die Farbe der Blüthen häufig zusammengesetzt, und erhält man nach der Kreuzung die einzelnen Factoren theilweise getrennt, theilweise in verschiedenen Mischungen. Ich habe solche Zerlegungen mit *Antirrhinum majus, Silene Armeria* und *Brunella vulgaris* ausgeführt und

dabei die obigen Zahlenverhältnisse bestätigt gefunden. *Antirrhinum majus* roth lässt sich durch Kreuzung mit weiss z. B. in diese beiden und in gelb mit roth (Brillant), und weiss mit roth (Delila) spalten, *Silene Armeria* in roth, rosa und weiss. *Brunella vulgaris* bildet eine constante weissblüthige und braunkelchige Zwischenform.

Aus diesen und zahlreichen weiteren Versuchen folgere ich, dass das von Mendel für Erbsen gefundene *Spaltungsgesetz der Bastarde* im Pflanzenreich eine sehr allgemeine Anwendung findet und dass es für das Studium der Einheiten, aus denen die Artcharaktere zusammengesetzt sind, eine ganz principielle Bedeutung hat.

(Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Jahrgang 1900, Band XVIII, S. 83.)

SUR LA PÉRIODICITÉ DES ANOMALIES DANS LES PLANTES MONSTRUEUSES.

Le phénomène que, depuis Harting et Sachs, on désigne sous le nom de „grande période des axes" est d'observation générale. Sur un axe donné la longueur des entre-noeuds augmente de la base jusqu'à une hauteur déterminée, pour diminuer ensuite vers le sommet. De même pour les dimensions des feuilles, pour la vigueur des rameaux axillaires. De même, dans le trèfle p. ex., pour la forme des folioles, qui, plus arrondies vers la base des axes, deviennent plus oblongues dans les parties moyennes, pour redevenir enfin très étroites.

La même loi de la grande période se retrouve dans le domaine de la variabilité. Sur une tige anormale l'intensité de l'anomalie augmente de la base jusqu'à la hauteur des entre-noeuds les plus vigoureux, pour diminuer ensuite vers le sommet. Si les anomalies sont rares ou faiblement développées, elles ne se montreront que vers le milieu de la tige; plus elles seront fréquentes, plus la loi de périodicité sera évidente. Seulement il est rare qu'un cas absolument pur se présente; ordinairement la netteté de la règle générale est plus ou moins troublée par des circonstances d'un autre ordre. Je me propose de décrire ici quelques cas où la périodicité est particulièrement saillante. L'un de ces cas, qui se rapporte au trèfle, sera communiqué avec quelques développements et me fournira l'occasion de décrire certaines expériences connexes; les autres cas seront traités plus brièvement.

1. *Trifolium pratense quinquefolium.*

La variation connue sous le nom de „trèfle à quatre feuilles" est unilatérale et donne donc, quand on la représente graphiquement, une demi-courbe galtonienne. J'en ai tiré par sélection une variété à courbe symétrique, dont le sommet est occupé par les feuilles à cinq folioles.

Dans la fig. 1 la première de ces courbes est celle de l'année 1891, la seconde celle correspondant à 1892.

Il y a moyen, par une sélection rigoureuse, d'aller plus loin, au moins dans quelques individus. Il n'apparaît pas de feuilles à plus de sept folioles, mais le nombre des feuilles à sept limbes augmente en

proportion telle, que le sommet de la courbe correspond à cette forme foliaire (voir la figure, 1894). La courbe primitive a donc été renversée.



Fig. 1.

Trifolium pratense quinquefolium.

Sur l'axe des abscisses, les nombres 3–7 représentent le nombre de folioles par feuille; la longueur des ordonnées est proportionnelle au nombre des feuilles offrant le nombre correspondant de folioles.

1891. Demi-courbe galtonienne, en trait plein.

1892. Courbe symétrique de la variété.—.—.—.—

1894. Demi-courbe galtonienne renversée.—|—|—|—

Les feuilles à cinq et sept folioles (figs. 4 et 5, Pl. I) sont symétriques, celles à quatre et six folioles asymétriques. Une feuille peut posséder plus de sept limbes quand elle est fendue le long de sa nervure médiane (fig. 2, Pl. I). Ce n'est pas toutefois de cette manière que prennent naissance les feuilles à quatre et sept folioles de la race que je cultive; elles sont dues à une séparation des *nervures latérales des folioles.*

J'ai montré antérieurement que dans bien des cas les variations sont simplement unilatérales et que l'on obtient donc, dans les constructions graphiques galtoniennes, des demi-courbes. J'ai cherché l'explication de ce fait dans l'existence d'une variation spontanée, dite aussi mutation, et j'ai réussi, dans un cas déterminé, à isoler cette dernière par sélection. Il se montra que la courbe devenait bilatérale, presque ou complètement symétrique, tandis que le sommet n'en coïncidait plus avec le sommet de la courbe primitive, mais constituait un centre de variation nouveau, que l'on pouvait considérer comme la propriété moyenne de la variété nouvelle.

J'ai employé à cette époque dans mes expériences le *Ranunculus bulbosus*, dont les corolles ont cinq pétales et n'en possédaient dans mes cultures jamais moins, mais très souvent davantage[1]). Je suis parvenu à en tirer par sélection une variété, dans laquelle le nombre moyen des pétales est de neuf et où il n'y a plus d'individus produisant exclusivement des fleurs pentamères.

Un autre cas nous en est offert par le nombre des demi-fleurons

1) *Opera V*, p. 494.

dans les capitules des Composées. Les sommets des courbes, ainsi que l'a montré M. Ludwig, correspondent aux nombres de la série de Braun, c'est-à-dire 5, 8, 13, 21, 34 etc. Les sommets principaux des courbes sont parfois accompagnés de sommets moins saillants, secondaires, qui toutefois coïncident aussi avec des nombres de la même série. Je rencontrai chez le *Chrysanthemum segetum*, dans un certain semis, une courbe à deux sommets à peu près également développés, correspondant à 13 et 21 demi-fleurons. Ce fait conduisait à soupçonner deux races. Je tâchai de les séparer par sélection et j'y réussis en effet complètement au bout de quelques années. Les deux races ou, pour mieux dire, les deux variétés possèdent des courbes symétriques, dont la moyenne correspond pour la première à 13, pour la seconde à 21 demi-fleurons par capitule. Une fois isolées les deux variétés semblent ne plus se transformer l'une dans l'autre, ou tout au moins très difficilement. La culture à courbe bicuspide de 1892 me fournit en 1893 et 1894 la forme à 13 demi-fleurons, correspondant par conséquent à la forme sauvage[1]). C'est plus tard seulement qu'à cause du grand danger de fécondation croisée dont il faut tenir compte chez cette espèce, j'ai pu commencer à séparer par sélection la deuxième forme; cette expérience fut couronnée du même succès et terminée en 1896 et 1897[2]). Dans le courant de cette dernière année la culture me fournit un individu dont le capitule terminal possédait 34 demi-fleurons et correspondait donc à un nouveau terme de la série de Braun. J'ai recueilli les graines de cette plante; peut-être serait-il possible d'en tirer une forme dont les demi-fleurons sont, par capitule, en moyenne au nombre de 34.

A ces deux types de sélection de courbes: transformation d'une demi-courbe en une courbe symétrique et scission d'une courbe à deux sommets en deux courbes distinctes, s'en rattachent d'autres, que j'ai étudiés plus ou moins en détail. Il en est resté encore toutefois à décrire, et je profiterai donc de cette occasion pour signaler ici un troisième type. Il s'agit, comme je l'ai déjà dit, de la variation généralement connue sous le nom de *trèfle à quatre feuilles*; et mes expériences ont été faites sur le trèfle rouge, *Trifolium pratense.*

Personne n'ignore que les feuilles de trèfle à quatre folioles sont rares. On peut examiner un champ entier et n'en trouver qu'une ou deux. D'autres fois on est plus heureux et l'on rencontre quelques plantes près les unes des autres, qui portent ensemble un assez

---

1) *Opera V,* p. 585.
2) *Opera VI,* p. 4.

grand nombre de feuilles quadrifoliolées. Souvent aussi on trouve alors une feuille à cinq folioles. Si l'on récolte un plus grand nombre de feuilles quadri- et quintifoliolées, on trouvera aussi quelques feuilles à six, et finalement même à sept folioles[1]). Ainsi prend naissance, quand on procède au dénombrement des exemplaires, une demi-courbe galtonienne, dont le sommet est situé sur les feuilles à trois folioles ordinaires et qui descend en pente rapide le long des feuilles 4, 5 et 6-foliolées pour se terminer sur celles à 7 folioles.

La variation ne dépasse jamais le nombre de sept folioles par feuille. On trouve il est vrai de temps en temps des feuilles qui semblent posséder huit limbes et davantage (Pl. I, fig. 2), et ces cas sont mentionnés par les auteurs. Mais, comme je l'ai déjà dit, ils appartiennent à une autre variation, c'est-à-dire le cas si ordinaire de la fission ou dédoublement médian (terminal), dans lequel la feuille composée se fend en deux moitiés symétriques le long de la nervure médiane de la foliole terminale; cette fission s'étend souvent plus ou moins loin dans le pétiole[2]).

Quelque rare que soit le trèfle quadrifoliolé dans la nature, il ne s'en laisse pas moins multiplier avec la plus grande facilité, par sélection et semis. Il ne faut nullement de culture très étendue pour s'en procurer des milliers.

Je me suis proposé de faire par sélection des feuilles à 4—7 limbes, une variété particulière, et j'y suis parvenu complètement au bout de quelques années. Cette variété toutefois offre quelques propriétés, que je crois partiellement inattendues[3]). J'en signalerai spécialement les suivantes:

1°. La nouvelle variété présente une courbe dont le sommet correspond aux feuilles quinaires. C'est pourquoi je lui ai donné le nom de *Trifolium pratense quinquefolium*[4]). Cette courbe est symétrique et se termine de part et d'autre aux nombres 3 et 7.

2°. Cette variété a une préférence marquée pour les feuilles symétriques. On peut bien il est vrai rencontrer des demi-courbes galtoniennes, indiquant qu'il y a plus de feuilles à quatre qu'à cinq folioles. Mais les plantes dans lesquelles le nombre des feuilles à cinq limbes

---

1) M. Penzig, dans sa Pflanzen-Teratologie (Bd. 1, p. 380) donne un aperçu si clair et si complet de la bibliographie sur cette matière que je crois n'avoir qu'à y renvoyer le lecteur.

2) Voir plus bas pour la génèse des feuilles ordinaires à 4—7 limbes par isolement de portions latérales (dédoublement dit latéral).

3) *Opera VI,* p. 11.

4) Ibid.

dépasse celles à quatre folioles sont très communes, bien qu'elles soient toujours bien moins nombreuses que celles à trois folioles. De même, des feuilles à sept limbes se développent tout aussi souvent ou en plus grand nombre que les feuilles à six limbes, même quand le sommet de la courbe correspond à 3 ou à 5[1]).

3°. *La sélection continue ne permet pas de dépasser le nombre* 7. Il y a moyen de multiplier dans certains individus le nombre des feuilles 7-foliolées au point qu'elles vont occuper le sommet de la courbe. Cette nouvelle courbe descend alors verticalement dans sa portion droite, tout comme le faisait à gauche la demi-courbe primitive, dont le sommet correspondait à trois folioles. Quand on a atteint ce dernier point, *la courbe primitive est renversée.* Le sommet en est maintenant situé où se trouvait d'abord le point le plus bas; son extrémité inférieure correspond à l'ordonnée du sommet de l'ancienne courbe. Pourquoi le nombre de sept folioles n'est-il pas dépassé? C'est une question à laquelle je n'ai pu encore trouver de réponse[2]).

Je passe à la description de mon expérience. Malheureusement une description pareille n'est pas aisée à rendre claire.

Il y a bien des faits qui dans le jardin d'expériences se reconnaissent au premier coup d'œil d'une manière bien évidente, qui cependant ne se laissent enregistrer que vaguement ou au moyen d'une longue série de chiffres. Une difficulté de plus, c'est le grand nombre d'années, le choix des porte-graines et l'examen critique des descendants; c'est surtout le grand nombre d'exemplaires dont il faut déterminer, chaque année, soit une valeur numérique de l'hérédité, soit une courbe foliaire, pour n'en conserver finalement que quelques-uns comme porte-graines. C'est finalement la nécessité où l'on se trouve, pour résoudre certains problèmes connexes, telles que les diverses méthodes de culture et leur influence sur la variabilité, de conserver pendant quelques années des rameaux déterminés de l'arbre généalogique.

J'ai commencé mon expérience en 1886, et elle n'est pas encore complètement terminée. L'étendue de cette expérience a subi bien des variations. Ne portant au début que sur une couple d'individus, elle s'était étendue en 1891, pour l'expérience principale, à plus de 300 exemplaires; dans le cours des années suivantes ceux-ci sont redevenus bien moins nombreux.

---

1) Ceci se reconnaît aux dépressions que montrent les courbes dans la figure de la p. 217, aux ordonnées 4 et 6.

2) Je rappellerai ici la feuille à sept folioles de l' *Aegopodium Podagraria,* et autres cas analogues.

Le trèfle rouge, fécondé par son propre pollen, ne donne pas de graines, ou n'en donne pas du moins dans mes cultures. Une plante complètement isolée, quelque abondamment qu'elle fleurisse et qu'elle soit visitée par les insectes, reste stérile. Mais si dans le même jardin, même à grande distance, il y a un parterre de trèfle de la même espèce, mais d'une autre variété, la plante donne abondamment des graines. Ces graines toutefois ne donnent que des hybrides[1]). Il faut donc, après avoir fait choix des porte-graines avant l'expérience, laisser fleurir ces individus ensemble. Si alors un dernier dénombrement des feuilles montre que l'un d'eux est meilleur que l'autre, on choisira ce dernier pour en semer les graines l'année suivante. Cet exemplaire est donc la mère de la génération nouvelle, mais les pères sont mêlés au nombre des autres porte-graines.

Les plantules du trèfle rouge développent à la germination, au-dessus des cotylédons, tout d'abord une feuille à un seul limbe. Puis viennent les feuilles trifoliolées. La feuille monofoliolée ou primordiale est tout aussi bien sujette à variation que les suivantes; elle devient 2—3 foliolée, parfois même 4-foliolée et davantage. Aussi longtemps que dans mes expériences les feuilles à 4 et 5 limbes restèrent rares, la première feuille demeura simple. J'ai dans cette période semé mes plantes dans mon jardin d'expériences; la sélection ne put avoir lieu que lors du premier élagage ou plus tard. En 1892 et 1893 je me suis mis à semer sous verre, dans une serre; la variation apparut dès lors dans la feuille primordiale. J'ai toujours procédé de même depuis et j'ai donc fondé la sélection sur le nombre des limbes dans cette feuille. Je pus ainsi comparer annuellement plusieurs centaines de plantules, et le choix devint par là bien plus rigoureux.

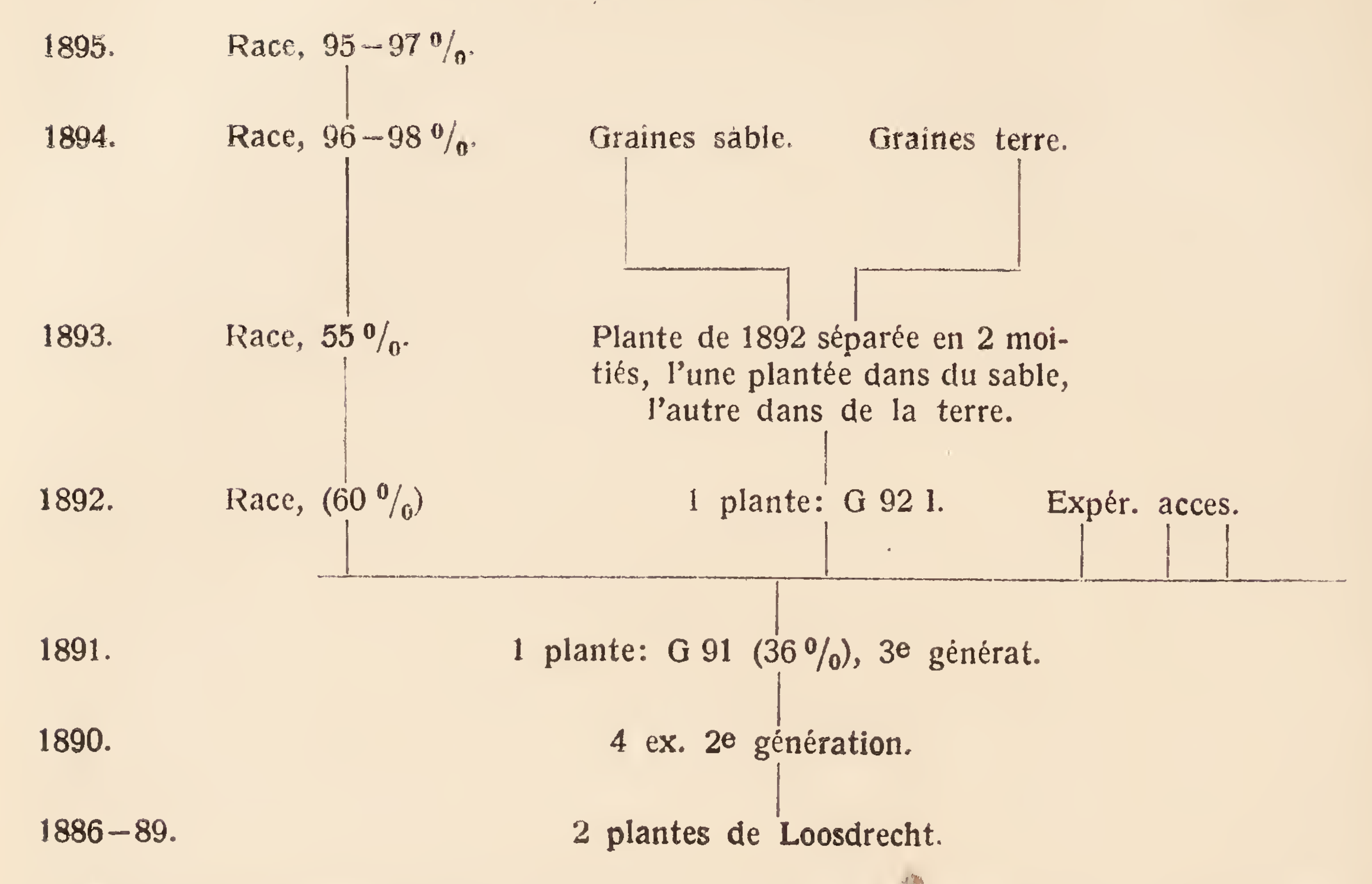
Arbre généalogique de la race quinaire.

Pour bien faire comprendre mes expériences, mais surtout pour donner une description courte, et cependant claire, des diverses cultures des années successives, je commencerai par un aperçu général sous forme d'arbre généalogique, de manière à en faire saisir les rapports. Voici comment il faut interpréter ce tableau.

Je trouvai en 1886 à Loosdrecht quelques plantes de *Trifolium pratense* avec quelques feuilles quadrifoliolées et une feuille à cinq limbes. J'en transplantai deux exemplaires dans mon jardin. Ces plantes portèrent de nouveau, dans le cours des trois années sui-

1) Je compte décrire ces expériences plus tard.

Arbre généalogique.



N. B. Les nombres % de 1892–96 sont des valeurs d'hérédité; ils donnent le nombre de plantules dont la feuille primordiale est 2–3-foliolée; j'ai fait en 1892 le dénombrement d'une manière un peu différente, c'est-à-dire d'après les trois premières feuilles, voir ci-dessous, p. 225. La proportion 36 % en 1891 indique le nombre relatif de feuilles 4–5-foliolées dans la plante adulte.

---

vantes, quelques feuilles à quatre et cinq folioles. En juillet et septembre 1889 je comptai 46 feuilles 3- et 19 feuilles 5-foliolées et un bien plus grand nombre de feuilles normales. Ces plantes n'ont, dans le cours de tant d'années, jamais produit de feuilles 6- et 7-foliolées.

En 1889 je recueillis les graines, que je semai en 1890. J'en obtins plus de 100 plantes bien robustes, dont environ la moitié porta des feuilles quadrifoliolées, le reste rien que des feuilles ordinaires. Ces derniers individus furent arrachés, en partie vers la fin de juin, un peu avant la floraison, en partie pendant cette dernière. Le 1er septembre les quatre meilleures plantes furent choisies, et tout le reste arraché. Ces quatre plantes portaient ensemble 69 feuilles à quatre et 44 à cinq folioles. Parmi les plantes arrachées je comptai les feuilles sur les 12 meilleurs individus et trouvai 48 feuilles à quatre et 11 à cinq folioles. Cela revient donc en moyenne à 4 + 1 par plante. Il n'y avait pas encore cette année-là de feuilles à six et sept limbes. Seuls les quatre porte-graines sont mentionnés dans l'arbre généalogique ci-dessus; les graines en furent mélangées.

Ces graines me fournirent en 1891 la troisième génération, qui atteignit jusque plus de 300 exemplaires.

Je comptai sur ces 300 plantes, dans les premiers jours d'août, vers le début de la floraison:

Feuilles 3-foliolées	7189
„ 4–5 „	1177
Total	8366

Il y avait donc 14 % de feuilles à quatre et cinq folioles et pas encore de feuilles à six ou sept folioles. Plus tard, dans le courant du mois d'août, je trouvai une feuille à six limbes, et sur les porte-graines en septembre six de ces feuilles. Finalement j'en trouvai aussi une à sept folioles. Je comptai aussi les plantes sur les deux tiers du rabat, de plus de dix mètres carrés de surface:

86	exempl.	avec plus de cinq	feuilles	4—5-foliol.	
71	„	„	1—5	„	4—5 „
38	„	sans		„	
195.					

De sorte que déjà 80 % environ des descendants avaient hérité de l'anomalie, contre 50 % dans la génération précédente.

Les 20 % d'individus atavistes se composaient en partie d'exemplaires débiles, qui possédaient trop peu de feuilles et n'étaient donc peut-être pas atavistes; en partie aussi de plantes très-robustes, fortement ramifiées et abondamment pourvues de feuilles, qui étaient donc sans la moindre doute des exemples d'atavisme ou doivent être expliquées par la fécondation partielle de pères atavistes, non complètement exclue en 1890.

Je comptai séparément les feuilles 4- et 5-foliolées sur une cinquantaine d'individus et trouvai:

feuilles 4-foliolées	215
„ 5 „	200
total	405.

Il y en avait donc à peu près un nombre égal des deux formes: chaque plante en possédait en moyenne huit des deux ensemble.

On reconnaît ici la préférence des feuilles pour la structure symétrique; sans cela il y aurait eu probablement plus de feuilles à quatre et moins de feuilles à cinq limbes.

Le 5 août environ 20 exemplaires qui ne fleurissaient pas encore furent conservés et tout le reste arraché. Ces 20 individus étaient les plus riches en feuilles à 4–5 folioles. Les neuf meilleures d'entre

ces plantes furent choisies, au mois de septembre, et servirent seules aux semis; ces graines ont donc pu être en partie fécondées par les autres individus. Sur ces neuf plantes le nombre des feuilles 4- et 5-foliolées variait entre 21 et 36 %; elles donnèrent en général chacune 1–2 cm.³ de graines.

Pour continuer la race je fis choix des graines de la plante, représentée dans l'arbre généalogique ci-dessus par G 91 (36 %), c'est-à-dire le porte-graines de 1891 avec 36 % de feuilles 4- et 5-foliolées. Quant aux huit plantes restantes, j'en récoltai les graines mais sans les semer.

En 1892 je consacrai une portion des graines de la plante G 91 à la continuation de la race, une autre portion à des expériences accessoires. Je semai, cette année, pour la première fois, en terrines dans une serre spécialement réservée à des expériences de semis, afin de pouvoir examiner et choisir les plantules. Ce procédé se montra très favorable, car, tandis que dans les générations précédentes la feuille primordiale de toutes mes plantes avait été simple et que les 3–4 feuilles suivantes n'avaient que trois folioles, en 1892, au contraire, la variation apparut déjà dans les premières feuilles. Parmi plusieurs centaines de plantules j'en trouvai neuf où il en était ainsi. Ces plantules furent, quand elles eurent développé leur troisième feuille, plantées en pots et réunies plus tard sur un rabat spécial. J'en choisis une dans la suite pour faire office de porte-graines, afin de continuer la race, et une autre pour une expérience touchant l'influence du sol sur la variabilité. Dans le tableau généalogique de la p. 222 ces deux individus sont signalés comme „race (60 %)" et G. 92 I".

Outre ces neuf plantes j'en trouvai parmi les plantules de 1892 encore neuf autres, dont les deux premières feuilles étaient normales, mais la troisième 4- foliolée. Ces individus ont également porté des fleurs et des fruits.

Ils étaient tous extrêmement riches en feuilles à 4 et 5 folioles; les feuilles 6–7-foliolées d'ailleurs étaient aussi largement représentées cette année.

Les graines de 16 des 18 plantes susnommées furent semées, séparément pour chaque individu, au printemps de 1893; les deux individus restants étaient restés stériles. Quand les plantules eurent développé trois feuilles, elles furent classées et comptées. Si le nombre des limbes était normal, les plantules étaient désignées comme normales; s'il dépassait $1 + 3 + 3$, je les nommais plantules variantes. Je comptai de la sorte:

plantules normales	938
„ variantes	2471
total	3409.

Ces „plantules normales”, c'est-à-dire celles qui en furent ultérieurement repiquées, fournirent toutes un nombre plus ou moins grand de feuilles à 4–5 limbes; ces plantules sont donc dans ce sens aussi des „*héritières*”.

Pour chacun des 16 porte-graines je comptai séparément la proportion des individus variants: je trouvai de 17 à 63 %.

Les valeurs suivantes donnent un aperçu de la valeur relative des 16 porte-graines, appréciée d'après la proportion centésimale des variants, rapportée au nombre des graines. C'est cette valeur que je nomme „*valeur d'hérédité*”. Elle oscille entre

10—20 %	21—30 %	31—40 %	41—50 %	51—60 %	61—70 %
pour 1	7	3	2	2	1

porte-graines.

Le maximum de cette série est compris entre 21 et 30 % (les valeurs exactes étaient 22, 24, 25, 25, 26, 27 et 30), de sorte qu'on peut fixer cette valeur à environ 25 %.

Je choisis à présent les deux porte-graines des 16, qui me semblaient les meilleurs; l'un pour propager la race, l'autre pour l'expérience de nutrition. J'appréciai ces individus en partie d'après leur valeur d'hérédité, en partie d'après le nombre des folioles qu'avaient portées les trois premières feuilles des porte-graines eux-mêmes. Je fis donc choix:

Pour la race, d'une plante à valeur d'hérédité de 60 %, la seule plante de pareille valeur dont la feuille primordiale eût été trifoliolée. Les deux feuilles suivantes avaient été quadrifoliolées. C'était donc un excellent étalon.

Pour l'expérience de nutrition, d'une plante à valeur d'hérédité de 41 %, valeur la plus élevée dans les individus dont la feuille primordiale avait été bifoliolée.

Dans le tableau généalogique de la p. 222 ces deux plantes sont désignées pour 1892 par „Race (60 %)” et „G 92 I”.

Comme on pouvait s'y attendre, après un pareil choix les progrès ultérieurs étaient assurés. Il ne fallait nullement à cet effet des cultures de grande étendue. Je fis choix en 1893, parmi les graines du propagateur de la race de 1892 (60 %), de douze plantules. Dans toutes la feuille primordiale était trifoliolée et les deux feuilles suivantes, ou toutes les deux ou l'une d'entre-elles, 4–5-foliolées.

En juillet 1893 ces plantes, sur le point de fleurir, et pourvues chacune d'une centaine de feuilles, furent très soigneusement examinées. Quatre des plantes avaient respectivement 27, 30, 33, et 34 feuilles à sept limbes; les autres avaient 4–5 feuilles pareilles, sauf deux plantes, qui en étaient dépourvues. Je ne rencontrai pas de feuilles à plus de sept folioles.

L'exemplaire qui possédait 34 feuilles à sept lobes se montra posséder aussi la valeur d'hérédité maximum, quand les graines en furent semées au printemps de 1894. Il fournit, sur 209 plantules, 51 plantules à feuille primordiale bifoliolée et 64 à feuille primordiale trifoliolée, c'est-à-dire ensemble 55 %. C'est pourquoi cet exemplaire fut choisi comme porte-graines (voir p. 222).

Cette valeur surpasse celle de 1892, bien que cette dernière valeur — 60 % — soit en apparence meilleure. Mais ces 60 % se rapportent à des plantules qui dans les *trois* premières feuilles avaient plus de $1 + 3 + 3$ folioles; les 55 % de 1893 sont des plantules dont la feuille primordiale était bi- ou trifoliolée. Cela n'avait encore été le cas qu'une seule fois l'année précédente.

Les plantules que cette propriété n'autorisait pas à contribuer à la valeur d'hérédité se développèrent néanmoins plus tard, de manière à porter des feuilles multifoliolées en grand nombre; tout au moins celles qui furent repiquées.

En 1894 je semai donc uniquement les graines de la plante offrant 50 % d'héritiers, à en juger d'après la feuille primordiale. Je choisis vingt exemplaires dont la feuille primordiale était trifoliolée et la feuille suivante 4- ou 5-foliolée. On voit que, l'hérédité augmentant, la rigueur de la sélection augmente aussi d'année en année; on peut profiter de cette circonstance pour diminuer l'extension de la culture. De ces 20 plantes 18 donnèrent des graines; les graines de chaque plante isolément furent récoltées et semées, de manière à servir à la détermination de la valeur d'hérédité. Je ne considérai de nouveau comme héritiers que les plantules à feuille primordiale 2- et 3-foliolée. La valeur d'hérédité était à présent:

pour 11 porte-graines 70—90 %
,, 5 ,, 91—96 %
,, 2 ,, 98—99 %.

En moyenne 88 %. Les plantules, qui d'après ce caractère n'étaient pas héritières, ne tardèrent pas cependant à produire des feuilles 4–5-foliolées.

Les porte-graines d'hérédité 96—99 % n'avaient presque exclusive-

ment que des plantules à feuille primordiale trifoliolée; quelques-unes seulement bifoliolée.

Ici ma race semble avoir atteint la hauteur qu'elle ne dépassera plus dans la suite, la sélection et la culture s'opérant de la même manière que précédemment. On ne trouve plus de plantes sans feuilles à quatre folioles et davantage; quand on fait un bon choix ces feuilles sont régulièrement en majorité. Peut-être la sélection plus rigoureuse conduirait-elle à une race à sept limbes à peu près pure.

Les graines que je récoltai sur les porte-graines de 1895 et qui furent semées au printemps de 1896 offraient des valeurs d'hérédité comprises entre 68—97 %, en moyenne de 82 %, c'est-à-dire plutôt légèrement inférieures à celles de la génération précédente.

L'analogie avec ce que m'ont appris les expériences sur les variétés d'autres espèces me force à admettre que je suis parvenu ici à une race constante; les variations de l'hérédité doivent être attribuées à la variabilité individuelle et peuvent donc être diminuées encore par sélection, mais sans probablement pouvoir être complètement supprimées. C'est pourquoi j'ai au printemps de 1896 cessé de continuer cette race (sauf pour la production de graines d'échanges), en attendant que de meilleures méthodes offrent peut-être dans la suite plus de chance de la faire progresser davantage.

Expérience de nutrition. On a vu p. 222 d'après l'arbre généalogique que cette expérience a eu lieu sur un rameau latéral de la culture principale de la race; le choix en fut fait en 1892 (voir aussi p. 225).

Cette expérience couvrit deux générations (1892/93 et 1894).

La plante G 92 I, que l'arbre généalogique montre provenir des mêmes graines que les plantes types de la race de 1892, avait eu elle-même une feuille primordiale bifoliolée et offrait une valeur d'hérédité de 41 %. Ses graines, mûries en 1892 et semées en 1893, produisirent donc 41 % de plantules, dont au moins une des trois premières feuilles avait plus que le nombre normal de folioles.

Cette plante fut séparée en deux moitiés, et l'une des moitiés plantée sur un rabat de terre ordinaire, mais bien fumée, l'autre sur un rabat non fumé de sable à peu près pur. Les deux moitiés se développèrent bien, mais la première naturellement plus vigoureusement que la seconde. Vers la fin d'août, quand les graines furent récoltées, je comptai sur les deux moitiés un même nombre de feuilles, ce qui donna:

Feuilles à	3	4	5	6	7 folioles.
sur terre ordinaire	12	25	**34**	20	18
sur sable	18	19	**35**	19	17

Il n'y avait donc pas de différence sensible; les deux moitiés fournirent une courbe très satisfaisante, avec le sommet sur 5 folioles.

Les deux moitiés avaient fourni un nombre à peu près égal de graines sensiblement de même grosseur. L'une et l'autre avaient été fécondées par les plantes de la culture principale, fleurissant en même temps et à distance à peu près égale des deux moitiés[1]).

Ces graines furent semées séparément pour chaque demi-plante dans deux terrines. L'examen des *trois* premières feuilles du semis montra que, sur 150—200 exemplaires, il y avait, dans le semis des graines récoltées,

sur terre ordinaire	30 %	d'héritiers
sur sable	24 %	„ .

C'est-à-dire une légère différence en faveur de la plante mieux nourrie. Les héritiers furent ensuite classés d'après le nombre des folioles dans la feuille primordiale:

Nombre de folioles	1	2	3	total
semis de terre ordin.	16	12	13	42 ex.
semis de sable	24	10	13	47 ex.

C'est-à-dire une légère différence dans le même sens.

Pour continuer la comparaison, les héritiers à feuille primordiale trifoliolée furent repiqués dans une bonne terre, au nombre de 12 pour chaque moitié-mère. Quand en juin les plantes eurent développé chacune 20 tiges et davantage, j'arrachai et examinai les 10 meilleurs individus de chaque groupe. Ensemble ils développèrent environ 2500 feuilles, qui furent classées et comptées pour chaque plante. J'ai déduit les moyennes des nombres ainsi obtenus et l'on trouve ci-dessous, en proportion centésimale pour les deux groupes:

Nombre de folioles	3	4	5	6	7
Feuilles % du semis ordinaire	14	13	**25**	16	**32**
Feuilles % du semis de sable	**39**	13	**23**	10	15
Différence	—25	0	+2	+6	+17

De telle sorte qu'il y a maintenant une différence très nette en faveur de la culture normale.

---

1) Mieux aurait valu la fécondation par les deux moitiés d'une autre plante divisée en deux et traitée de la même manière; malheureusement les exemplaires destinés à cette fécondation ont péri trop tôt.

Les nombres précédents montrent de nouveau la préférence pour la structure symétrique de la feuille; cela déprime les nombres dans les colonnes 4 et 6 et rend les courbes bifides.

On peut conclure de cette expérience que les graines bien nourries donnent naissance à des plantes qui, traitées de la même manière que les plantes des graines moins bien nourries, fournissent plus de feuilles à quatre et cinq folioles que ces dernières. Mais les différences sont peu importantes et indubitables seulement, si les conditions de culture et les soins ne laissent rien à désirer.

Une bonne nutrition fait que les plantes acquièrent plus rapidement leur vigueur, que la „grande période", qui doit faire l'objet principal de ce travail, fait son apparition plus tôt. Le résultat de ceci, c'est que les plantes mieux nourries, à âge égal, peuvent-être plus riches en feuilles plurifoliolées que les autres.

Si l'on voulait répéter cette expérience, il serait à recommander de la reprendre avec un plus grand nombre d'individus et surtout de l'étendre à plus de deux générations, afin de rendre plus sensibles encore les différences au début peu saillantes.

Symétrie des feuilles à plusieurs folioles. L'augmentation du nombre des folioles chez la variété ici décrite est due à ce qu'on nomme dédoublement latéral[1]). La feuille quadrifoliolée ordinaire prend naissance par fission d'une des deux folioles latérales. La nervure principale reste inaltérée, et l'une des nervures latérales devient la nervure principale de la quatrième foliole. Au cas, où le dédoublement affecte les deux folioles latérales, il prend naissance une feuille à cinq folioles (Pl. I, fig. 4); la foliole terminale reste alors inaltérée.

Si le dédoublement va encore plus loin, il affecte également la foliole terminale, qui peut à présent former soit d'un seul côté, soit des deux, une nouvelle foliole. Dans ce dernier cas, il prend naissance une feuille à sept folioles (Pl. I, fig. 5), qui est de structure entièrement symétrique.

Les figs. 4 et 5 représentent les cas ordinaires des feuilles symétriques à 5 et 7 folioles. Les figs. 6 et 7 représentent une couple de feuilles choisies, qui permettent de reconnaître au premier coup d'œil l'exactitude de l'explication donnée ci-dessus. Dans ces dernières figures en effet la fission de la foliole terminale n'est pas complète.

1) En opposition avec le dédoublement ordinaire, médian ou terminal dont il sera parlé plus loin, voir p. 235.

Des fissions incomplètes de cette nature sont relativement rares, même dans les feuilles à 4 et 6 folioles. Sur les cent feuilles à quatre folioles et davantage j'en trouvai toutefois presque chaque année au moins une ou deux. Il y a donc une préférence marquée pour la fission complète; en d'autres termes la chance d'en trouver une de cette nature est beaucoup plus grande.

Si les folioles latérales pouvaient, de même que la foliole terminale, se diviser en trois, il prendrait naissance des feuilles à 8 et 9 folioles. Cela ne s'est jamais produit dans mes cultures, bien que j'eûs chaque année dirigé spécialement mon attention sur ce point, à une époque où je disposais de plusieurs centaines de feuilles à six et sept limbes. Il ne se forme plus de sept folioles que par dédoublement terminal (p. ex. Pl. I, fig. 3). Je reviendrai là-dessus plus tard.

Les feuilles asymétriques sont en général plus rares que les feuilles symétriques ou tout au moins, quand il n'en est pas ainsi, plus rares que le trajet d'une demi-courbe ordinaire ne le ferrait prévoir. Les courbes offrent des dépressions aux ordonnées de 4 et 6 folioles. Et cela est vrai autant du début de mes expériences que plus tard, c'est-à-dire tout aussi bien pour un petit nombre de feuilles multifoliolées que pour un nombre considérable.

La symétrie d'ailleurs est une propriété, qui ne dépend pas du nombre des folioles, mais bien au contraire détermine ce dernier. C'est une des propriétés les plus anciennes dans le règne animal comme le règne végétal.

Pour appuyer les assertions précédentes je donne ci-dessous quelques nombres relatifs à 1892 et se rapportant à des plantes qui n'avaient pas encore à peu près de feuilles à six et sept limbes. Je choisis quatre exemples, chacun pour un groupe de 10 plantes:

	3-foliol.	4-foliol.	5-foliol.
1. Dans toutes les feuilles	28 %	23 %	48 %
2. Feuilles de la tige seules	35 %	27 %	38 %
3. Toutes les feuilles	41 %	23 %	36 %
4. Feuilles de la tige seules	36 %	17 %	46 %.

Les deux premiers groupes appartenaient à des exemplaires semés en terrines et repiqués ensuite, les deux derniers à des individus semés en pleine terre et non repiqués. Le nombre des feuilles comptées variait par 10 plantes entre 300 et 400. Les feuilles 4-foliolées sont partout nettement en minorité.

La même chose s'observe dans les séries numériques déjà citées au cours de ce travail ou qui seront encore données ci-dessous.

Apparition précoce de la variation.

Darwin a fait observer à plusieurs reprises qu'une anomalie, qui chez une plante ne devient apparente qu'à un certain âge, commence, la sélection continuant, à se montrer à un âge de moins en moins avancé. Cette loi très importante se vérifie une fois de plus et très nettement dans l'expérience ici décrite, comme on va le voir ci-dessous.

Dans la deuxième génération de 1890 les premières feuilles quadrifoliolées furent observées en juillet, exactement deux mois après le semis. De même dans la génération suivante de 1891.

En 1892 il y eut un assez grand nombre de plantes dont la deuxième ou troisième feuille était déjà quadrifoliolée et un seul exemplaire dont la feuille primordiale, ordinairement simple, était trifoliolée. Chez tous les autres individus héritiers les feuilles à quatre ou cinq limbes ne se montrèrent que plus tard, parfois même beaucoup plus tard.

Les graines que je récoltai en 1892 me fournirent, pour chaque porte-graines, quelques plantules à feuille primordiale 2–3-foliolée; quelques rares exemplaires à cette époque (1893) présentaient immédiatement après la feuille primordiale une feuille à cinq limbes. Parmi la récolte de 1893, qui germa en 1894, il y eut quelques individus à feuille primordiale 4-foliolée, ce que je n'avais jamais rencontré antérieurement.

Dans chaque génération à peu près la variation se montra donc un peu plus tôt que dans la précédente.

Le résultat de ceci, c'est la rigueur croissante de la sélection, ce que j'ai déjà signalé à propos de l'arbre généalogique. Dans la première génération, le choix était fondé sur la présence de feuilles 4- et 5-foliolées sur la plante adulte, dans les deux suivantes sur la proportion centésimale de ces feuilles. Au printemps de 1893 le choix commença à porter sur les valeurs de l'hérédité; ces valeurs n'étaient encore à cette époque que provisoires, attendu qu'elles ne reposaient que sur l'examen des trois premières feuilles; plus tard je ne fis plus usage que de la feuille primordiale pour faire mon choix. Dans les toutes dernières générations, seules les plantules à feuille primordiale trifoliolée furent destinées à faire fonction de porte-graines; celles à feuille bifoliolée ne furent plus jugées suffisantes à cet effet.

Je ferai finalement encore remarquer que l'emploi des valeurs d'hérédité et des feuilles primordiales conduit à faire deux fois un choix dans chaque génération. Cela rend donc encore la sélection plus sévère.

De plus, tandis qu'en 1891 il y avait plus de 300 plantes sur un espace d'au moins 10 m.², je pus plus tard, pour chaque porte-graines, examiner et compter sans peine 100—200 plantules, parfois davantage. Malgré une étendue bien moins considérable des cultures le nombre des individus classés pour faire la sélection s'accrut donc beaucoup. Il s'élevait p. ex. en 1893 à environ 2500, tandis qu'une vingtaine seulement durent être cultivés ultérieurement en pleine terre.

Un autre exemple de la même règle nous est offert par la première apparition des feuilles 6- et 7-foliolées dans la race que je cultive. Les individus primitivement recueillis à Loosdrecht n'ont pas produit des feuilles de cette nature dans le cours des trois années 1886—89. En 1890 la deuxième génération n'en offrit pas davantage. En 1891 (3e génération) la première feuille 6-folioleé sur 300 plantes ne fut rencontrée qu'en août; elle fut suivie en automne de quelques feuilles de même nature et d'une seule feuille à sept folioles. En 1892 (4e génération) les feuilles à six et surtout celles à sept folioles étaient bien il est vrai plus nombreuses, mais ne se laissaient reconnaître qu'en été. En 1893 (5e génération) il y avait au commencement de juillet déjà de nombreuses feuilles à sept limbes; et la 6e génération de 1894 les montra déjà parmi les premières feuilles des plantules.

Grande période de la variabilité.

L'apparition hâtive de la variation n'est que le résultat de l'existence d'une „grande période"; fait sur lequel je veux spécialement insister dans cette note. De même que la longueur des entre-noeuds, les dimensions des feuilles et tant d'autres propriétés encore la chance que se montrent des feuilles 4- et plurifoliolées, chez le trèfle, augmente d'abord dans chaque tige, atteint un maximum, pour diminuer de nouveau ensuite, quoique parfois très tardivement. Cela s'applique tout aussi bien à l'axe principal, qui porte les feuilles radicales, qu'aux tiges et à leurs ramifications latérales. J'ai, surtout en 1892, fait des esquisses et des tableaux détaillés relatifs à ces circonstances, mais je crois inutile de les communiquer ici.

Si donc un axe déterminé ne produit qu'une seule feuille à quatre folioles, cette feuille sera en règle générale située sur la portion moyenne de l'axe. Le nombre des feuilles anormales augmentant, elles s'étendront vers le haut et vers le bas sur une région de la tige d'autant plus longue qu'elles sont plus nombreuses. Le nombre des feuilles normales dans cette région deviendra donc proportionnelle-

ment plus faible[1]). L'apparition plus précoce de la variation s'explique à mon avis sans peine par ce qui précède. Les individus de race bien nette ont, depuis 1892, toujours été pourvus de feuilles dont plus de la moitié étaient 4-plurifoliolées, ce qui augmente naturellement beaucoup la chance que la monstruosité se montre déjà dans les premières feuilles.

Ces lois ont aussi une certaine importance pour la sélection, car elles donnent une certitude suffisante que les meilleurs héritiers seront en général ceux que l'on reconnaît comme tels à l'âge le plus précoce. Et réciproquement les résultats de mes sélections ont, dans ces dernières années, démontré l'exactitude de ces conclusions.

Demi-courbe galtonienne renversée. La sélection transforme la demi-courbe galtonienne primitive en courbes symétriques dont le sommet est situé sur l'ordonnée de cinq folioles. C'est ce qu'ont déjà montré à l'évidence les séries numériques données ci-dessus. Je communiquerai plus tard quelques autres exemples de ce fait.

Pour le moment je me propose de parler du phénomène remarquable, que l'augmentation considérable du nombre des feuilles à sept folioles ne donne pas une nouvelle courbe symétrique,mais une demi-courbe, descendant de 7 à 3 folioles.

J'ai étudié ce phénomène en 1894 sur les plantes issues, en terre ordinaire, de la plante G 92 I (voir le tableau généalogique de la p. 222), et qui furent arrachées en juillet à l'époque de leur plein développement, tel qu'on le trouve mentionné à la p. 228.

C'étaient dix plantes, pourvues chacun de nombreuses tiges, mais non encore en fleurs. Quelques feuilles à la base étaient naturellement déjà décomposées; les plus jeunes étaient encore repliées sur elle-mêmes. Les autres feuilles furent, pour chaque plante séparément, classées et comptées. Le tableau ainsi obtenu a été réduit en valeurs centésimales, que je me contenterai de reproduire ici.

Parmi les dix plantes il y en avait une (*A*) dont la courbe avait encore la forme primitive et une autre (*B*) qui montrait une courbe symétrique. Les valeurs pour cent étaient les suivantes:

Nombre de folioles		3	4	5	6	7	Nombre total des feuilles.
Nombre des feuilles	*A*	75	19	5	0	1	216
,, ,, ,,	*B*	17	16	37	14	16	172

1) Je découvris en 1894, sur une branche latérale, un exemple exceptionnellement caractéristique de cette périodicité. Le nombre des folioles, sur les huit feuilles de cette branche, était successivement, en allant de bas en haut, 3, 4, 5, 6, 7, 5, 5, 4.

Ainsi que je l'ai déjà fait remarquer à plusieurs reprises, ces deux formes sont les formes ordinaires dans ma race; la première représente le type de la sélection peu rigoureuse et des individus ataviques, la deuxième le type proprement dit de la race. Les plantes issues des graines provenant du même individu, mais récoltées sur sable (voir p. 228) offrèrent moitié le premier, moitié le second type.

Parmi les dix plantes mentionnées ci-dessus, il y en avait cinq à *demi-courbe galtonienne renversée.*

Les nombres exprimant pour ces plantes la proportion centésimale des feuilles munies de 3, 4, 5 folioles, etc., sont les suivants:

Nombre de folioles	3	4	5	6	7	Nombre total des feuilles.
Plante No. 1	9	8	18	15	**50**	72
No. 2	13	6	20	15	**46**	107
No. 3	8	5	27	18	**42**	60
No. 4	8	10	24	19	**37**	99
No. 5	22	15	18	20	**25**	147
Moyenne	12	9	22	17	**40**	97

Je n'ai pas rencontré à cette occasion de feuilles à plus de sept folioles.

Si nous mettons en regard de ces chiffres ce qui a été dit ci-dessus de la „grande période", nous verrons qu'ils subiraient une légère modification, si j'avais pu tenir compte également des feuilles les plus basses, déjà pourries à cette époque, et des feuilles les plus jeunes non encore développées. J'aurais alors compté un peu plus de feuilles avec un plus petit nombre de folioles, ce qui aurait diminué plus ou moins la déclivité de la courbe.

Ce n'est pas seulement dans la présente expérience que j'ai observé des courbes renversées; elles se sont rencontrées également dans d'autres cultures de cette race, mais sont en général beaucoup plus rares que les courbes symétriques dont le sommet est situé sur l'ordonnée des feuilles 5-foliolées. Les individus qui, au premier coup d'oeil, sont les plus riches en feuilles 6- et 7-foliolées, sont aussi ceux qui, d'une manière générale, offrent les courbes renversées.

Le cas extrême que j'aie observé était celui d'une plante débile qui n'avait presque pas encore de tiges au début de juillet et n'avait développé en août que 44 feuilles.

Les nombres étaient les suivants:

	3	4	5	6	7
Nombre de folioles:	3	4	5	6	7
,, ,, feuilles %:	5	0	5	15	75.

Voici finalement pour les diverses générations de mon expérience la liste des nombres les plus caractéristiques pour chaque année. Je prends à cet effet la plante nommée ci-dessus No. 1 et ses ancêtres:

Nombre de folioles:	3	4	5	6	7
1889	∞	26	7	0	0
1890	∞	69	44	0	0
1891	**63** %	10 %	26 %	1 %	0
1892/93	14 %	20 %	**32** %	18 %	16 %
1894	9 %	8 %	18 %	15 %	50 %

En 1889 j'ai compté les feuilles sur les individus de Loosdrecht d'où j'étais parti; en 1890 sur les quatre porte-graines de la 2e génération. Les feuilles trifoliolées ne furent maintenant pas comptées. La courbe de 1891, provenant d'une plante à 316 feuilles, et celle de 1892—93, d'un individu de 217 feuilles, sont caractéristiques pour les cultures de ces trois années.

Dans la figure 1 les trois dernières lignes du tableau sont représentées graphiquement. On voit pour 1891 la forme ordinaire de la demi-courbe galtonienne, pour 1892 la forme symétrique avec le sommet sur 5 folioles; enfin pour 1894 la demi-courbe galtonienne renversée.

La préférence précédemment mentionnée pour les feuilles symétriques est, dans ces courbes, de nouveau très frappante. Sur les ordonnées 4 et 6 les deux demi-courbes sont fortement déprimées: la courbe symétrique ne l'est que d'une manière peu accusée.

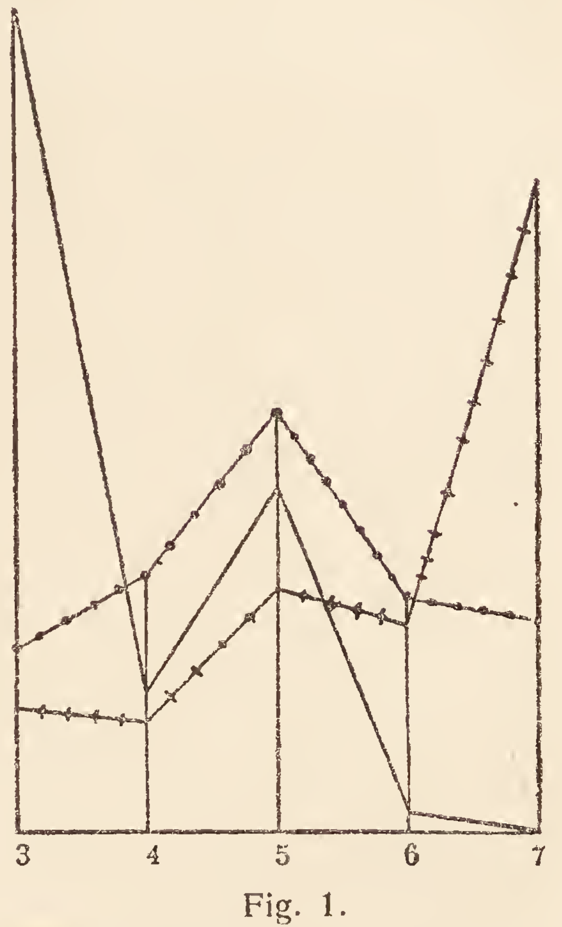


Fig. 1.

Trifolium pratense quinquefolium.

Sur l'axe des abscisses, les nombres 3—7 représentent le nombre de folioles par feuille; la longueur des ordonnées est proportionnelle au nombre des feuilles offrant le nombre correspondant de folioles.

1891. Demi-courbe galtonienne, en trait plein.

1892. Courbe symétrique de la variété.—.—.—.—

1894. Demi-courbe galtonienne renversée.—|—|—|—

Dédoublement médian ou terminal. — De même qu'une feuille simple une feuille pennée ou trifoliolée peut se fendre le long de sa nervure médiane. Cette fission peut en général s'étendre jusqu'à une profondeur très variable, depuis les feuilles bifides jusqu'aux phyl-

lopodes dédoublés. Dans le cas d'une feuille trifoliolée on observe les cas suivants:

1°. la foliole terminale peut être bifide, la nervure médiane étant fendue; 2°. il peut y avoir deux folioles terminales; c'est alors un cas du trèfle à quatre feuilles, qui semble être toutefois beaucoup plus rare que le cas ordinaire; 3°. le pétiole peut être aussi plus ou moins profondément fendu; chaque moitié porte alors à son sommet une feuille trifoliolée; 4°. la fission se prolonge jusque dans la région des stipules: on a alors p. ex. sur une même gaîne quatre lobes stipulaires et deux feuilles, chacune à trois folioles. On trouve une figure de ce cas sur la planche I, fig. 3; il y a en même temps dédoublement du rameau axillaire. Ces divers cas ne se rencontrent pas seulement dans ma race, mais encore chez le trèfle rouge ordinaire.

Ils sont d'ailleurs de notoriété générale, et je n'en parlerais pas, si ce n'était qu'ils sont si souvent confondus avec la variation qui nous occupe dans le présent travail.

Si le dédoublement terminal ou la fission suivant le plan médian affecte une feuille à cinq folioles et s'il se prolonge jusqu'au point d'insertion des folioles au sommet du pétiole, ou au-delà de ce point, ce pétiole peut porter deux groupes, chacun de cinq folioles. C'est ainsi qu'a pris naissance la feuille à dix folioles représentée Pl. I, fig. 2; et de la même manière se sont formées dans mes cultures, au moins dans quelques cas, des feuilles 8-foliolées. Je trouvai en outre, en 1894, une feuille à pétiole fendu; l'une des branches portait trois, l'autre cinq, donc ensemble huit limbes. On pourrait de même rencontrer des feuilles à quatorze folioles.

Il est clair que de l'existence de pareilles feuilles à 8–10 limbes on ne peut rien inférer contre l'hypothèse que le dédoublement ordinaire, latéral, ne peut donner lieu à des feuilles portant plus de sept folioles. Ces feuilles sont considérées dans ma race comme une variation spontanée accessoire et non comme un cas appartenant à la série continue des formes types de la race.

Malheureusement les auteurs, en mentionnant les feuilles de trèfle à 8 ou un plus grand nombre de folioles, n'ont pas toujours tenu compte de cette différence essentielle.

Variations accessoires. Quand on prolonge les expériences de sélection pendant quelques années, elles présentent presque toujours des variations accessoires. D'autres caractères héréditaires que ceux que l'on désire renforcer font de temps en temps leur apparition. Peut-être ceci est-il dû en partie à la bonne nutrition et aux soins

donnés aux plantes, et assurément pour une autre part au grand nombre d'exemplaires et à l'examen minutieux auxquels ils sont soumis continuellement.

Ces variations accessoires, quand on les a une fois observées, se reproduisent de temps en temps; les unes sont fréquentes, d'autres rares. Cette répétition a lieu tantôt dans le tronc principal de l'arbre généalogique, tantôt dans les rameaux, si toutefois on cultive diverses branches de la race. Et ce phénomène s'observe malgré que les individus qui présentent ces variations accessoires ne soient presque jamais choisis comme porte-graines. En effet, pour la plupart des expériences les races les plus pures sont les meilleures, et les variations accessoires ne sont donc guère les bien venues.

J'ai fait voir, dans des travaux antérieurs, que cette répétition plaide en faveur d'une aptitude héréditaire à la production de chacune de ces variations spontanées. J'ai spécialement, pour le trèfle rouge, décrit l'apparition répétée d'ascidies dans ma race[1]).

Je me propose, pour terminer cette exposition relative au trèfle, de mentionner encore quelques autres monstruosités qui se montrèrent à diverses reprises dans mes cultures et peuvent donc être considérées comme héréditaires.

Des plantules tricotyles, quelques rares tétracotyles et syncotyles se rencontrent très régulièrement dans le cours des dernières années, quoique toujours isolément. J'observe de même un petit nombre d'individus à feuilles panachées et, en plus grand nombre, des plantules dont les deux cotylédons restent incolores. L'axe hypocotylé aussi reste incolore. Ces plantules développent parfois complètement leurs cotylédons, parfois aussi incomplètement, et meurent d'inanition quand les plantules normales semées simultanément et dans la même terrine développent leur première ou seconde feuille. Elles se retrouvent chaque année, dans la progéniture de presque chaque porte-graines: parfois elles sont très rares, parfois aussi assez nombreuses pour diminuer d'une manière très désagréable le nombre des plantules que l'on peut classer et compter. C'est en 1893 que j'ai constaté cette „maladie" pour la première fois. Je trouvai alors, parmi les semis de la plupart des porte-graines, 1–3 % de plantules chlorotiques, dans certains cas même 10–13 % (sur environ 200 plantules). Depuis cette époque elles se répètent chaque année.

Les fasciations ne font pas défaut dans ma race; mais elles y sont bien plus rares qu'on ne s'y attendrait vu le nombre des cas décrits;

---

1) *Opera V*, p. 534.

au contraire, les glomérules à axe dédoublé sont relativement nombreux. Je les retrouvai chaque année.

Viennent finalement les feuilles pennées, qui me paraissent être la mutation accessoire la plus remarquable de ma race et qui valent bien la peine d'être par sélection portées au rang d'un type de race spéciale. J'ai pour cette raison figuré une feuille de cette nature Pl. I, fig. 1; mes prédécesseurs les ont fréquemment rencontrées.

Je les trouvai pour la première fois en 1893, notamment sur la plante, indiquée par G 92 I dans l'arbre généalogique, qui fut séparée en deux moitiés pour l'expérience de nutrition ci-dessus décrite. Je trouvai sur chacune de ces deux moitiés une feuille à sept folioles, dont la foliole terminale triple était pédonculée; les quatre folioles inférieures étaient donc encore insérées en un même point.

La même année je trouvai une couple de feuilles purement pennées et en même temps une feuille de même nature que la précédente, à foliole terminale triple et pédonculée; au-dessous, un verticille de quatre folioles. C'était une plante également pourvue d'ascidies, appartenant aux porte-graines de la race et possédant comme telle une feuille primordiale à trois folioles. Elle ne produisit toutefois en tout que sept feuilles à sept folioles et ne fut donc pas choisie pour continuer la race.

En 1894 je vis des feuilles pennées sur six descendants de G 92 I, qui en avait également porté. Le nombre de ces feuilles s'élevait à 1–7 par plante, en tout 20 feuilles. En 1895 et 1896 je n'en ai pas pu signaler; en 1897, dans la dixième génération de ma race, j'ai toutefois rencontré de nouveau une seule plante avec quelques rares feuilles pennées.

Dans ce qui suit je donnerai trois autres cas de périodicité dans l'apparition des anomalies, mais de nature toute différente du cas du trèfle. Ce sont la torsion par étreinte chez le *Dipsacus*, le nombre des demi-fleurons des Composées et la présence d'ascidies foliaires. Quand on voit quatre monstruosités, morphologiquement si différentes, suivre une même loi au point de vue du problème qui nous occupe, on peut sans le moindre doute conclure que cette loi est d'application très générale.

On le pourra d'autant plus que l'examen attentif de diverses variétés de culture conduit aux mêmes conclusions. Je cite comme exemples les fleurs doubles (*Chelidonium majus*, *Begonia tuberosa*, etc.) et les capitules doubles des Composées (*Chrysanthemum ino-*

dorum et beaucoup d'autres), où le nombre d'organes métamorphosés montre une périodicité très évidente[1]).

2. *Dipsacus sylvestris torsus.*

Nombre de phénomènes indiquent que la position de la portion tordue sur la tige principale, ainsi que celle des torsions locales, sont liées à une règle déterminée. Je tâcherai de donner un aperçu succinct de ces phénomènes.

L'arrangement en spirale des feuilles sur la tige, même sur les individus les plus nettement tordus, ne débute jamais dès la germination. Pendant les premiers mois de leur existence les feuilles des rosettes sont opposées. C'est seulement en automne qu'on les voit apparaître en spirale.

De même, c'est un phénomène extrêmement commun que la torsion ne se propage pas jusqu'au capitule terminal, mais en est séparée par un ou deux noeuds, parfois davantage, qui sont normaux. Chacun de ces noeuds porte alors une feuille, parfois deux, parfois trois.

Il en est de même dans les rameaux latéraux des exemplaires tordus. Ils ne sont presque jamais tordus sur toute leur longueur, mais commencent toujours et finissent le plus souvent par la phyllotaxie normale, tandis qu'un peu au-dessus de la mi-hauteur il y a une torsion plus ou moins prononcée. Ces rameaux portent souvent de 4–6 feuilles, parfois même davantage, en une spirale continue.

Si l'on ne considère pas chaque rameau séparément, mais les rameaux d'une tige tordue dans leur ensemble, on reconnaît ici encore une certaine régularité dans la distribution des rameaux normaux et tordus. Les tordus se rencontrent en deux endroits différents. Tout d'abord à l'aisselle des feuilles radicales, ensuite vers le milieu de la tige. Les rameaux supérieurs de la portion tordue, le plus souvent au nombre de 8–10, sont eux-mêmes normaux, trop débiles pour développer la monstruosité. De même pour les rameaux inférieurs de la tige tordue.

Sur les porte-graines de ma race, qui compte actuellement sept générations, j'ai coupé avant la floraison, et dans chaque génération à peu près, tous les rameaux non tordus, afin de ne récolter que les graines du capitule terminal et des rameaux les mieux tordus. Cela m'était d'autant plus facile que les plantes ne doivent mûrir les

1) Voir pour la périodicité des entre-noeuds et des feuilles sur les rameaux normaux A. Braun, Die Verjüngung in der Natur, pp. 23—55, 75—76, 90 etc.

graines que d'un petit nombre des fleurs, attendu que la nutrition est naturellement d'autant plus abondante, que moins de graines sont produites sur chaque plante. Dans l'opération en question j'ai toujours épargné quelques rameaux radicaux et trois ou quatre rameaux de la tige, vers le milieu de celle-ci.

De temps en temps on rencontre des exemplaires tordus, qui perdent relativement de bonne heure leur phyllotaxie spiralée et reviennent aux verticilles bi- ou trifoliaires. Ils sont alors beaucoup plus hauts que les individus tordus, de taille parfois presque aussi élevée que les individus atavistes. J'en observai dans les diverses années qui avaient cinq entrenoeuds allongés et davantage au-dessus de la portion tordue, formant ainsi des tiges de plus d'un mètre. Dans ces conditions les feuilles commençaient à s'ordonner en spirale dans la rosette radicale, avant l'apparition de la tige de deuxième année.

Il serait très important d'être en possession d'une statistique détaillée relativement à la position exacte de la portion tordue suivant l'étendue diverse qu'elle occupe sur la tige. On pourrait de cette manière arriver à une détermination exacte de la grande période des torsions par étreinte. Mais jusqu'à présent le temps et les matériaux nécessaires à cette étude m'ont fait défaut.

En 1894 toutefois j'eus l'occasion d'examiner un grand nombre de plantes qui offraient vers le milieu des tiges, normales ailleurs et à feuilles opposées, les anomalies propres à ma race, quoiqu'ici à un faible degré seulement. Ce fut à l'occasion d'un essai, ayant pour but de former une race annuelle du *Dipsacus* tordu. J'avais à cet effet, le 17 septembre 1892, semé les graines que j'avais recueillies seulement quelques jours avant sur la 4e génération de ma race. J'avais accéléré autant que possible la germination et les premiers stades de la croissance de mes jeunes plantes sur un récipient d'eau chaude dans la serre de mon laboratoire. Le résultat en fut que, l'année suivante, les plantes développèrent des tiges et des fleurs. Les tiges atteignirent plus de deux mètres de hauteur et conservèrent sur leur longueur entière la phyllotaxie décussée. Quelques-unes d'entre elles offrirent cependant un ou deux entre-noeuds très courts, presque complètement nuls, ce qui produisait un verticille en apparence quadrifolaire, ou bien des traces de torsion dans le bourgeon. Toutes ces anomalies se rencontraient à peu près vers le milieu de la tige.

Je récoltai les graines d'une de ces plantes, qui se recommandait spécialement par une torsion très belle d'un des rameaux de la rosette, mais ne comprenant que deux feuilles. Ces graines étaient mûres

le 15 septembre 1893, c'est-à-dire moins d'un an après le semis. Elles furent immédiatement semées, avec les mêmes précautions que dans la génération précédente, et les plantes développèrent de nouveau leurs tiges dans le courant de l'été suivant. Je n'ai pas prolongé cette expérience au-delà de la deuxième génération, mais il est clair que l'on pourrait de cette manière faire une race annuelle, que l'on pourrait, peu à peu améliorée par sélection, certainement multiplier d'une manière moins compliquée.

Les tiges de cette culture montrèrent maintenant le même phénomène que l'année précédente. Elles avaient des feuilles décussées et atteignaient une hauteur d'environ 2 m., très peu différente dans les divers individus. Sur les 35 plantes il y en avait 9 de complètement normales; les 26 autres montraient de légères anomalies. Ces variations toutefois étaient toutes, sur toutes les tiges, *situées presque absolument à la même hauteur.* Par suite, le phénomène sur ce rabat était extrêmement apparent, malgré le faible degré des variations elles-mêmes.

Ces anomalies étaient les suivantes:

10	tiges	à un verticille de quatre feuilles;
3	,,	à deux verticilles de ,, ,,
1	,,	à trois ,, ,, ,, ,,
6	,,	avec une trace de torsion dans un des noeuds.
5	,,	avec une belle torsion dans un des noeuds, et une paire de feuilles latéralement fendue[1]).
1	,,	avec une paire de feuilles séparées[2]).
26	tiges en tout.	

Les verticilles de quatre feuilles, ainsi que je l'ai déjà fait remarquer, ont pris naissance par l'absence totale ou à peu près totale d'un entrenoeud entre deux paires de feuilles.

J'ai compté sur un certain nombre de ces plantes les entre-noeuds de la tige. L'entre-noeud inférieur, faisant suite à la rosette, était long de 3–10 cm. et se reconnaissait toujours distinctement comme le premier entre-noeud allongé. Les plantes qui, ainsi que je le disais déjà, étaient très régulièrement développées, avaient 11–12 entre-noeuds; l'entre-noeud supérieur était le pédoncule du capitule terminal.

---

1) De la manière dont on peut le voir dans la fig. 11, Pl. IV, de ma Monographie der Zwangsdrehungen, *Opera V,* p. 232.

2) Voir ibid. Pl. VI, fig. 2.

Je déterminai ensuite la position des noeuds qui montraient les anomalies ci-dessus mentionnées. C'était toujours le 6e ou 7e noeud au-dessus de la rosette. Dans les quatre plantes dont il s'agit, auxquelles il manquait deux ou trois entre-noeuds, ces noeuds anormaux étaient très rapprochés, séparés par des entre-noeuds allongés, mais d'ailleurs situés à la même hauteur sur la tige.

Il y a donc sur chaque tige un point où les caractères héréditaires de la race se montrent de préférence. Quand ceux-ci s'étendent sur une grande longueur, ils commencent avant ce point et prennent fin au-dessus. C'est vers cette même hauteur que sont insérés sur les tiges complètement ou à peu près complètement tordues les rameaux latéraux qui répètent l'anomalie à un degré plus ou moins complet.

Un phénomène complètement analogue a été observé chez le *Dipsacus laciniatus.* Il y avait en 1895 un exemplaire de cette espèce au jardin botanique de Groningue, offrant une belle, mais petite torsion locale sur la tige, haute de plus de deux mètres. Cette torsion se trouvait un peu au-dessus de la mi-hauteur de la tige. Les graines de cette plante me fournirent en 1896–97 un culture d'environ 300 exemplaires, dont un grand nombre montraient sur leurs tiges des anomalies diverses. Parmi ces tiges il y en avait 8 offrant chacune une belle torsion locale, avec une spirale de 3–6 feuilles, et environ 20 avec de petites anomalies analogues. Toutes ces portions de tige anormales se présentaient de nouveau vers la même hauteur, c'est-à-dire un peu au-dessus du milieu de la tige en floraison.

L'endroit de la tige où les anomalies apparaissent de préférence semble donc avoir pour le *D. laciniatus torsus* la même position que pour le *D. sylvestris torsus.*

Il me semblait qu'il y aurait quelque intérêt à savoir à quelle époque dans la première année des exemplaires, bien tordus dans la suite, s'opère le passage de la phyllotaxie décussée à la phyllotaxie spiralée. Bien que cette époque, vu notre faible connaissance des phénomènes qui s'accomplissent dans le point végétatif, ne puisse encore à présent être déterminée qu'approximativement je crois cependant que les observations suivantes auront quelque intérêt.

Dans les bonnes cultures, qui fournissent environ 30 % d'individus tordus, on remarque en général la première apparition de la phyllotaxie spiralée quatre à cinq mois après les semis. Je veux dire par là que, sans couper les rosettes en deux ou ouvrir d'autre manière le coeur encore clos de la plante, on reconnaît aux jeunes feuilles déployées que l'arrangement foliaire a été modifié. Au moins en est-il ainsi dans quelques-uns des individus qui plus tard montrent

des torsions. Ainsi p. ex. vers la mi-septembre dans un semis de la mi-mai 1891; le 1er août dans un semis du 2 avril 1892 etc. Dans une culture, faite par M. le professeur G. Le Monnier à Nancy, il y avait, sous ce climat plus favorable, déjà au commencement de juillet un certain nombre de rosettes, qui montraient la phyllotaxie en spirale.

Ces rosettes âgées ne permettent plus de compter les feuilles les plus anciennes, mortes. Désirant donc déterminer la position de la première feuille où la phyllotaxie s'est modifiée, j'ai compté de temps en temps et marqué les feuilles adultes, sur un certain nombre de plantes, à partir de la germination. Je trouvai p. ex. en 1894, dans un semis du 2 mai, que la 6e paire de feuilles était presque adulte le 20 juillet et que la onzième paire était au même stade le 26 août. Le 21 septembre, certaines rosettes de cette culture commencèrent à laisser voir la spirale foliaire; elle était précédée de 15–17 paires de feuilles. La spirale commençait donc avec la 31–35e feuille au-dessus des cotylédons.

Il importait maintenant de savoir quand cette feuille avait été ébauchée. A cet effet je tranchai transversalement un certain nombre de rosettes, immédiatement au-dessus du point végétatif, et procédai à cette opération le 20 juillet, après que j'eûs compté et marqué depuis la germination les feuilles adultes. Sur ces coupes la 11e paire de feuilles au-dessus des cotylédons était encore tout justement visible.

On peut donc conclure que la différenciation des paires 15 à 17, qui fut suivie, comme je l'ai dit ci-dessus, dans les exemplaires les plus avancés de cette culture, de l'arrangement spiralé des feuilles, a eu lieu dans la première moitié de juillet, peut-être même plus tôt encore.

Quant aux individus où la spirale ne devient apparente à l'oeil nu que plus tard, il est probable que la première ébauche n'en a également lieu qu'à une époque plus avancée.

Il serait très important de continuer ces recherches avec plus de précision afin de pouvoir, connaissant l'époque de la métamorphose de la phyllotaxie, pénétrer les causes tant internes qu'externes qui la déterminent.

On peut p. ex. étudier les rapports entre la durée d'existence des rosettes et la chance de rencontrer une tige bien tordue. La durée de la vie des rosettes peut-être modifiée arbitrairement dans certaines limites par le choix de l'époque du semis. Si l'on sème en pleine terre en septembre, les plantes demeurent 1½ année à l'état de rosette;

si l'on sème entre mars et mai, elles restent une année environ à l'état de rosette; si l'on sème en juin, juillet ou août, elles demeurent de 11 à 9 mois dans le même état, enfin si l'on sème en septembre en serre et dans des conditions favorables, on peut raccourcir la durée de vie des rosettes jusqu'environ 8 mois. Dans tous ces cas la croissance des tiges se fait presque simultanément, en mai; cette croissance, dans les limites indiquées, est indépendante de la durée de la vie des rosettes.

Des rosettes de 1 ½ an sont beaucoup plus robustes, celles de 8 mois beaucoup plus débiles que les rosettes normales d'environ un an; les premières fournissent des tiges beaucoup plus développées que les secondes. Or, de cette vigueur des rosettes dépend très étroitement la chance de trouver des tiges tordues[1]). Il est clair que, suivant la longueur de la vie, le nombre des feuilles formées sera plus ou moins grand. Je n'ai pas encore déterminé le nombre des feuilles qui peuvent être formées avant que la plante ne produise une tige; mais je connais bien le plus petit nombre, formé dans l'existence la plus courte des rosettes de mes cultures.

C'est ce que je déterminai dans un semis du 1er septembre 1894. Je donnai une marque, le 15 novembre, sur un certain nombre d'exemplaires, à la septième paire de feuilles au-dessus des cotylédons, et la retrouvai le 11 mai 1895, de sorte que je pus compter les feuilles suivantes. La tige commençait entre la 18e et la 20e paire. Plus tard, dans le courant de l'été, je remarquai que la tige avait produit entre ce point et le capitule terminal encore 9–10 paires de feuilles[2]).

Le fait que la tige commençait déjà ici dès la 18–20e paire de feuilles, tandis que dans la culture normale la 15–17e paire de feuilles est suivie, dans les individus les plus avancés, de la spirale foliaire, explique au moins en partie pourquoi les tiges des exemplaires semés en septembre ne sont pas ou presque pas tordus l'été suivant.

3. *Chrysanthemum segetum.*

Le nombre des demi-fleurons du capitule chez cette plante est dans la règle de 13, il varie toutefois suivant la loi de Quetelet. Les plantes de cette espèce, cultivées dans les jardins, sont en général plus riches en demi-fleurons; elles donnent lieu à une courbe à deux

---

1) Voir pour la description détaillée, *Opera VI*, p. 153.

2) Une plante normale, c'est-à-dire germée au printemps, forme plus de trente paires de feuilles, ou du moins plus de 60 feuilles, avant de produire une tige.

sommets, situés respectivement sur 13 et 21. Par sélection on isole de cette race mélangée deux races pures où les courbes des demi-fleurons n'ont qu'un sommet unique, les sommets respectifs étant de nouveau situés sur 13 et 21[1]).

Pour étudier la variabilité du nombre de demi-fleurons par capitule, on a jusqu'ici, chez les Composées, tenu compte de tous les capitules disponibles indifféremment, sans avoir égard à la position des capitules sur la plante.

Il me paraît toutefois que cette position mérite également un examen attentif et que les capitules différents par le nombre des demi-fleurons ne sont nullement distribués sans ordre sur la tige.

Chez le *Chrysanthemum segetum* la tige primaire se dresse verticalement et porte à son sommet un capitule que l'on peut considérer comme le capitule terminal ou primaire de la plante. J'ai à diverses reprises comparé le nombre des demi-fleurons sur ce capitule avec le nombre moyen des demi-fleurons sur les autres capitules de la plante; je trouvai que le capitule terminal est maintes fois spécialement favorisé sous le rapport. En effet, sur les plantes plus riches en demi-fleurons que la moyenne de la race à laquelle elles appartiennent ce nombre est généralement plus grand dans le capitule terminal que dans la moyenne des autres capitules de la plante.

La tige principale du *Chrysanthemum segetum* porte des rameaux disposés en une double période; il y en a très grands tout près de la base, auxquels en font suite de plus délicats, en une série d'abord ascendante, puis décroissante. Le degré de vigueur de ces rameaux se traduit tant par la longueur que par le nombre des ramifications. Les plus robustes de ces branches portent des ramifications de troisième ordre, et celles-ci assez souvent à leur tour des rameaux du quatrième et parfois même du cinquième ordre.

L'époque de la floraison des capitules ne suit pas parallèlement l'ordre des rameaux; cependant on verra d'ordinaire en juillet fleurir seulement le capitule terminal et les branches du deuxième ordre; en août et en septembre ces capitules sont flétris pour la plupart, et ce sont maintenant ceux du quatrième et du cinquième ordre qui sont éclos.

Or, en général, la variabilité diminue peu à peu dans le courant de l'été, en ce sens que chez les exemplaires types la courbe se resserre; mais partiellement aussi par ce que les exemplaires abnormaux vont peu à peu offrir des variations moins importantes.

---

1) *Opera VI*, p. 120.

Mes recherches sur cette question à mon avis très importante ne sont pas encore terminées; aussi me contenterai-je d'illustrer par quelques exemples la règle énoncée.

C'est en 1892 que je remarquai pour la première fois le resserrement de la courbe de variation sur les porte-graines de ma race à 13 demi-fleurons. La courbe en fut construite le 10 août de cette même année; elle était encore comprise à cette époque entre 11 et 21 demi-fleurons. Peu à peu ces limites se rapprochèrent, si bien que finalement les plus jeunes capitules n'avaient plus que 13 et 14 demi-fleurons[1]).

De même l'année suivante. Je construisis en juillet la courbe des demi-fleurons pour les porte-graines de la même race; le nombre oscillait dans 27 capitules entre 10 et 19. En août je répétai le dénombrement, et des 81 capitules 6 avaient 12 demi-fleurons, 65 en avaient 13 et les 10 capitules restants en avaient 14.

J'ai depuis pu faire chaque année des observations concordantes.

Je prendrai comme deuxième exemple les porte-graines de 1898, issus par sélection continue[2]) de la race mélangée ci-dessus nommée, cultivée dans mon jardin, et qui montrait une courbe à deux sommets: 13 et 21. Sur ces porte-graines les capitules terminaux étaient en fleurs dans les premiers jours d'août; les capitules latéraux éclos le 1er septembre furent comptés ce même jour; ils étaient la plupart portés par des ramifications du 2e ou 3e ordre. Le 10 octobre et le 1e novembre ces dénombrements furent répétés sur les capitules alors en fleurs, en veillant à ce qu'en général le même capitule ne fut pas compté deux fois. Le 1er novembre fleurissaient surtout les rameaux du 3e et 4e ordre et, sur les parties supérieures de la tige, ceux du 5e ordre.

Je donne ci-dessous les nombres pour chacune de ces trois plantes séparément:

Plante *A* (5 d).

Nombre des demi-fleurons:	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.	25.	26.	27.
Capitule terminal	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Nombre de capitules 1 sept.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
„ 10 oct.	1	0	0	1	0	3	2	4	7	8
„ 1 nov.	0	1	0	1	0	3	2	4	3	6

D. f.	28.	29.	30.	31.	32.	33.	34.	35.	36.	37.	38.	39.	40.	43.	45.	48.
C. t.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
1 sept.	—	2	0	6	4	4	3	5	1	1	2	0	2	1	1	0
10 oct.	9	3	2	0	1	0	0	0	1	0	—	—	—	—	—	—
1 nov.	3	1	0	1	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

1) Voir *Opera V*, p. 558.

2) Ueber Curvenselection bei *Chrysanthemum segetum*, *Opera VI*, p. 120.

Résumant:

Nombre de capitules		Méd.
Capit. term.	1	48
1 sept.	32	33
10 oct.	42	27
1 nov.	28	26.

Méd. est ici la moyenne déterminée suivant la méthode de Galton.

Plante *B* (11 d).

Nombre des demi-fleurons:	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.
Capitule terminal	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Nombre de capitules 1 sept.	–	–	–	–	–	–	–	–	–
,, 10 oct.	–	1	2	0	3	3	4	4	2
,, 1 nov.	2	1	0	2	2	4	4	3	3

D. f.	24.	25.	26.	27.	28.	29.	30.	31.	32.	33.	34.	35.	36.
C. t.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–
1 sept.	1	6	6	2	4	0	4	1	3	4	3	1	1
10 oct.	3	5	2	4	0	–	–	–	–	–	–	–	–
1 nov.	1	1	0	0	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Résumant:

Nombre de capitules		Méd.
Capit. term.	1	35
1 sept.	36	28
10 oct.	33	22
1 nov.	23	21.

Plante *C* (4 b).

Nombre de demi-fleurons:	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.	25.	26.
Capitule terminal	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Nombre de capitules 1 sept.	–	–	–	–	–	–	–	–	2
,, 10 oct.	1	0	0	1	0	0	2	5	2
,, 1 nov.	–	–	–	1	1	3	1	0	1

D. f.	27.	28.	29.	30.	31.	32.	33.	34.	35.	36.
C. t.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
1 sept.	5	2	1	2	1	0	0	0	1	–
10 oct.	5	1	0	1	–	–	–	–	–	–
1 nov.	0	1	0	–	–	–	–	–	–	–

Résumant:

Nombre de capitules		Méd.
Capitule terminal	1	46
1 sept.	14	28
10 oct.	18	26
1 nov.	8	23.

Ces données numériques montrent assez clairement que dans le courant de l'été, à mesure que les rameaux entrant en floraison appartiennent à un ordre plus élevé, le nombre moyen des demi-fleurons par capitule diminue graduellement chez cette plante. Cette diminution se fait de plus d'une manière toute particulière. Elle suit la loi de Ludwig, suivant laquelle les termes tant principaux qu'accessoires de la série de Braun et Schimper constituent les

sommets des courbes des demi-fleurons des Composées[1]). On observe qu'au cours de l'été ces sommets ne se déplacent plus graduellement, mais par sauts, en préférant les nombres 34, 26, 21 ou leurs voisins immédiats.

Le petit nombre des capitules que porte chaque plante fait que le trajet des courbes n'est pas encore très net et que les sommets ne sont pas encore très fortement marqués. Cependant la forme générale est assez évidente pour qu'on puisse considérer les courbes comme à un seul sommet et symétriques et prendre pour le sommet la moyenne suivant Galton, tout au moins dans les calculs. Je donne encore ci-dessous un aperçu général des valeurs trouvées, en négligeant les dates:

Moyennes (*M*) des tableaux précédents.

Nombres de Braun:	21	26 (= 5 + 8 + 13)	34 (13 + 21).	Capit. term.
Plante *A*	–	26 ; 27	33	48
„ *B*	21 ; 22	28	35	35
„ *C*	23	26 ; 28	–	46

On ne peut dans ces courtes séries d'observations attendre une coïncidence plus parfaite, d'autant plus que les divers ordres de ramification n'ont pas été rigoureusement distingués. On peut toutefois conclure avec certitude que chez les plantes, dont le nombre des demi-fleurons du capitule a été augmenté par la sélection, *ce nombre diminue dans les ordres de ramification successifs, en sautant à très peu près d'un des sommets à l'autre, suivant les lois de* Quetelet *et* de Ludwig.

Il faudra toutefois des observations plus détaillées et plus systématiques, avant que l'on soit en possession d'une connaissance exacte du phénomène ici esquissé.

4. *Cytisus candicans Attleyanus* (Pl. II).

Dans mon travail sur l'hérédité des symphyses j'ai rapporté une série d'observations sur la présence répétée d'ascidies dans certaines races que je cultive[2]). J'ai spécialement appelé l'attention sur un arbre généalogique du *Trifolium pratense quinquefolium* et montré comment les ascidies se montrent dans telle génération et font défaut dans les autres, mais sont néanmoins si fréquentes que l'on ne peut douter de l'existence d'une cause commune. Cette raison ne peut être autre que la prédisposition héréditaire, qui dans ma race était plus développée que dans les autres familles du trèfle rouge.

---

1) Voir F. Ludwig, Ueber Variationscurven. Bot. Centralbl., LXXV, 1898 et les auteurs cités en cet endroit.

2) *Opera V,* p. 535 et 542—543.

Pour ce qui concerne en particulier les ascidies des Papilionacées, j'ai nommé encore quelques autres exemples (*Trifolium repens*, *Robinia Pseud-Acacia*, *Cytisus Laburnum*), où une ou plusieurs folioles de la feuille composée étaient métamorphosées en ascidies. Je remarquai chez le *Trifolium repens* que ces ascidies, très nombreuses, se montraient toujours exclusivement au printemps, sur les premières feuilles.

Ce phénomène indiquait déjà une certaine périodicité. Mais d'ordinaire les ascidies se rencontrent sur la même plante en nombre tellement restreint que l'on n'a pas l'occasion de faire des recherches relativement à leur périodicité. Même les ascidies du *Magnolia*, dont je rassemblai dans le cours de huit années, sur un groupe d'individus, plus de cent exemplaires, étaient trop peu nombreuses relativement au grand nombre de feuilles et de branches, pour révéler une loi quelconque relativement à leur distribution.

Un cas exceptionellement favorable à cet effet s'est produit dans mon jardin d'expériences au printemps de 1898. C'est la branche de *Cytisus candicans Attleyanus* représentée Pl. II. Je possédais un seul individu en pot de cet arbuste, que l'on cultive souvent pour son abondance en belles grappes jaunes, dans les serres froides des jardins botaniques. Une des branches inférieures de la tige, haute d'environ un demi-mètre, portait un grand nombre d'ascidies. Je n'en trouvai pas ailleurs, malgré que la plante fût abondamment ramifiée et feuillue et se montrât bien développée sous tous les rapports. Elle n'a d'ailleurs plus fourni d'ascidies depuis cette époque, et c'est en vain que j'en cherchai sur les autres exemplaires de la même espèce.

La branche figurée Pl. II portait huit ascidies, et leur distribution montra une relation si frappante avec la périodicité morphologique de la branche, que l'on ne peut douter qu'il y ait ici un rapport de causalité.

Dans le but de pouvoir plus aisément décrire cette période j'ai numéroté toutes les feuilles de cette branche, en commençant par les deux feuilles inférieures, déjà tombées. On trouve alors des ascidies aux feuilles suivantes:

feuille 17, une ascidie incomplète,
,, 15, ,, ,, complète,
,, 10, deux ascidies complètes,
,, 9, une ascidie complète; une foliole latérale fait défaut,
,, 8, une ascidie complète,
,, 7, ,, ,, incomplète.

On a donc, sur chaque groupe de 6 feuilles:

feuille	1—6	7—12	12—18	19—24
ascidies	0	6	1	0.

La production d'ascidies, d'abord = 0, a donc graduellement augmenté depuis les feuilles 7–10 et de nouveau diminué à partir des feuilles 10–11. Plus haut, il n'y a plus qu'une feuille isolée qui ait formé une ascidie.

Pour la perfection plus ou moins grande des ascidies, on peut faire une observation analogue; les ascidies de la feuille la plus basse et la plus élevée qui en aient produites sont moins parfaites que celles des feuilles 8–11.

Dans les petites figures de la Pl. II ces ascidies sont représentées séparément, chacune munie du numéro de la feuille qui l'a produite.

La feuille 7 a transformé sa foliole terminale en un long cornet; dans la moitié inférieure les bords sont simplement soudés; dans la moitié supérieure la feuille est de nouveau normale. La coupe *C* montre donc la cavité de l'ascidie et est représentée séparément à côté de 7*a*. La fig. 7*b* montre la même ascidie, vue de côté.

La feuille 8 montre la métamorphose de la foliole terminale en une très petite ascidie, longuement pétiolée; le pétiole est mince, filiforme, et ne présente pas d'articulation à sa base. Dans les petites figures accessoires la feuille est grossie 1½ fois, mais l'ascidie cinq fois, afin de pouvoir donner une représentation plus nette de la structure. Les figs. 9 et 10 ont été dessinées d'une manière analogue.

Dans la fig. 9, la foliole terminale est à peu près égale à celle de la feuille 8; l'ascidie est un peu plus grande et plus ouverte. Une des deux folioles latérales fait défaut; elle n'est pas détachée, car l'insertion non plus n'est pas développée. On sait que parfois dans la formation des ascidies seul le pédoncule filiforme est développé, tandis qu'au sommet l'ascidie fait complètement défaut. Ce n'est alors qu'un plus haut degré de déformation dans la même série. Un pareil filament est parfois extrêmement mince et pourrait facilement disparaître.

Dans la fig. 10, Pl. II, la foliole terminale et une des folioles latérales sont ascidiformes; les ascidies sont petites et insérées, sans articulation apparente, au sommet de pétioles très longs et minces.

La feuille 11 ressemble à peu près complètement à la feuille 8; elle n'a pas été représentée séparément, mais son chiffre a été inscrit à côté de la figure de la feuille 8.

La feuille 17 a une ascidie incomplète, mais d'une autre structure que la feuille 7. Ici la moitié inférieure de la feuille est normale, et la moitié supérieure ascidiforme. La coupe suivant *c* est donc celle d'une feuille ordinaire, ainsi que le montre encore une fois de plus la fig. 17*c*; la fig. 17*a* montre l'ascidie de face, la fig. 17*b* de côté.

Si nous représentons arbitrairement les ascidies incomplètes par ½ et la foliole absente du n°. 9 par (½), nous aurons la série suivante:

feuille n°.	1—6	7	8	9	10
ascidies:	0	½	1	1 + (½)	2
feuille n°.	11	12—16	17	18—24	
ascidies:	1	0	½	0.	

Ceci montre que, s'il était possible de mesurer réellement l'intensité de la formation des ascidies, on arriverait probablement à construire une courbe de cette intensité. Cette courbe aurait la branche comme abscisse et atteindrait son maximum sur l'ordonnée de la feuille 10.

Il serait important de comparer cette périodicité avec celle des autres propriétés de la même branche. Malheureusement ni les dimensions des feuilles, ni la longueur des entre-noeuds ne s'y prêtent. Les feuilles sont sur la plus grande partie de la branche très égales en dimensions; les entre-noeuds d'autre part varient trop irrégulièrement en longueur, et les différences sont encore ici trop petites. Seul le développement des bourgeons axillaires montre une périodicité bien nette. On ne trouve des rameaux qu'à l'aisselle des feuilles 3–6 et de telle manière que la feuille 6 supporte la branche latérale le mieux développée. En effet, cette branche, au moment où le rameau fut coupé, avait déjà 4 feuilles à folioles en partie dépliées, tandis que les ramuscules axillaires des feuilles 3–6 ne portaient chacun que 1–2 feuilles pareilles. A l'aisselle de la feuille 7, la feuille à ascidie la plus basse, le bourgeon était encore clos, et de même aux aisselles de toutes les feuilles supérieures.

Les rameaux latéraux atteignent donc leur maximum à la feuille 6, c'est-à-dire quatre feuilles plus bas que les ascidies.

Explication des Planches.

Pl. I.

Trifolium pratense quinquefolium.

Feuilles typiques et anormales de cette race provenant des cultures du jardin botanique d'Amsterdam.

Fig. 1. Feuille pennée, rare.
Fig. 2. Feuille à dix folioles, avec dédoublement terminal. Rare.
Fig. 3. Feuille à dédoublement terminal. Une des gaînes foliaires montre quatre stipules et deux groupes trilobés de folioles. Il y a de plus deux rameaux axillaires.
Fig. 4. Trèfle à cinq feuilles, feuille normale de la race.
Fig. 5. Trèfle à sept feuilles, feuille normale de la race.
Fig. 6. Trèfle à sept feuilles, avec fusion incomplète de la foliole terminale.
Fig. 7. Trèfle à sept feuilles, feuille de la même structure, mais plus profondément fendue.

Pl. II.

Cytisus candicans Attleyanus.

Rameau latéral d'un jeune exemplaire, avec ascidies aux feuilles 7-11 et 17. Ces ascidies un peu grossies dans les figures latérales, et figurées pour les feuilles 7 et 17 sur deux faces différentes et en coupe. Voir la description dans le texte, pp. 249-251.

(Archives Néerlandaises des Sciences exactes et naturelles, Sér. II, T. III, 1900, p. 371.)

SUR L'ORIGINE EXPÉRIMENTALE D'UNE NOUVELLE ESPÈCE VÉGÉTALE.

Dans mon jardin d'expériences à Amsterdam une nouvelle espèce végétale s'est formée dans des circonstances expérimentales qui m'ont permis de suivre exactement tout le cours de ce phénomène.

A mon avis les espèces n'ont pas été produites par une sélection prolongée de variations individuelles extrêmes, comme on le pense ordinairement. Cette conception est formellement contredite par tout ce que les expériences des agriculteurs nous ont appris sur la sélection.

L'espèce en question s'est produite tout d'un coup, avec tous les caractères d'une espèce ordinaire et notamment avec la fixité absolue qui est l'attribut principal de l'espèce.

Il va sans dire que c'est une espèce élémentaire, une petite espèce, comme on le dit ordinairement, et non pas une espèce linnéenne ou collective. Évidemment ces dernières ne sauraient être produites que par l'accumulation successive de caractères spécifiques élémentaires.

La nouvelle espèce est issue d'une culture de l'Onagre décrit sous le nom d'*Oenothera Lamarckiana*; elle s'en distingue nettement, non par un seul caractère, mais dans tous ses organes. Je la désignerai sous le nom d'*Oenothera gigas*, parce qu'elle est beaucoup plus forte et plus robuste que l'espèce mère.

Les caractères distinctifs principaux sont les suivants:

Les feuilles radicales sont beaucoup plus larges, le pétiole est long, la base du limbe n'est pas longuement atténuée, mais nettement tranchée. C'est surtout le cas dans les feuilles des rosettes encore jeunes, et par ce moyen il est toujours très facile de distinguer les deux types, dès les premières semaines du développement. Dans les feuilles radicales ultérieures la différence devient un peu moins grande; elle reste toujours assez nette cependant pour permettre de distinguer les plantes du premier coup d'œil.

Les tiges sont plus grosses et plus fortes, environ de la même hauteur que celles de l'*Oe. Lamarckiana.* Leurs entrenœuds sont plus courts et plus nombreux, leurs feuilles plus larges et ordinaire-

ment recourbées, couvrant la tige d'un revêtement plus ou moins serré et donnant à la plante un aspect tout particulier. Les inflorescences sont très robustes, à bractées bien développées et à fleurs très grandes et plus nombreuses, dont l'ensemble forme une couronne plus large et plus compacte que sur l'espèce mère. Les fruits sont courts et épais, d'une forme conique; les graines très grandes.

Il résulte de cette description abrégée que notre plante est facile à reconnaître â chaque âge et ne saurait échapper à l'observation si elle se montrait dans des cultures ou à l'état spontané.

Pourtant, elle ne s'est montrée qu'une seule fois, représentée par un seul individu. C'était dans ma culture de 1895–1896, qui comprenait plusieurs milliers d'exemplaires, et dont un peu plus de mille ont fleuri dans la première année. Les Onagres sont, comme on le sait, en partie annuelles et en partie bisannuelles.

Au moment de la floraison, en août 1895, je choisis, parmi les individus qui étaient restés à l'état de rosettes, une trentaine des plus forts et des plus beaux. La culture à ce moment était trop drue; les feuilles, pour cette raison, trop allongées, de sorte qu'il n'était pas encore possible de juger exactement ces plantes. Je les plantai à part; elles produisirent des tiges l'année suivante (1896). Lors de leur floraison une seule plante se distinguait des autres par son port plus robuste, ses feuilles plus denses, ses fleurs beaucoup plus grandes et ses fruits moins longs. C'était la plante mère de la nouvelle espèce, *Oenothera gigas*. Dès que ces caractères m'indiquèrent la possibilité d'une nouvelle forme, je coupai les fleurs et les jeunes fruits et enveloppai tous les boutons floraux dans un sac de parchemin transparent, pour les fertiliser ensuite avec leur propre pollen. De la sorte, j'eus une récolte de graines pures.

Ces graines me donnèrent en 1897 un semis d'environ 450 pieds, lesquels, sans aucune exception, avaient les caractères décrits plus haut pour l'*Oenothera gigas*. Mais comme je n'avais pas reconnu la plante mère avant la floraison, j'ai dû attendre les fleurs de la nouvelle génération pour être bien sûr de leur identité. Dans ce but j'ai cultivé une centaine de ces plantes; la plupart ont produit des tiges et des fleurs qui toutes répétaient les caractères de la plante mère.

La nouvelle espèce était donc constante dès la première génération, sans trace d'atavisme. Elle est restée telle dans les trois générations suivantes, en 1898, 1899 et 1900.

Il me reste à parler des aïeux de ma plante de 1895–1896. Je les

avais cultivés pendant trois générations successives, qui ont fleuri en 1887, 1889 et 1891, tous les individus choisis comme porte-graines étant bisannuels. Leurs nombres étaient de 9, 6 et 10 dans ces trois générations. Ils ont fleuri chaque fois sur un lot de terrain bien isolé, mais ont été fécondés et croisés entre eux par les insectes. Ces plantes ont toutes montré le type pur de l'*Oenothera Lamarckiana*. C'est au milieu de la culture de nombreux individus issus de ces parents qu'est apparu le nouveau type spécifique.

La production de l'*Oe. gigas* a donc été subite, sans intermédiaire et sans préparation visible, comme elle a été définitive, avec la plénitude de ses caractères et sans aucun retour au type primitif.

L'observation décrite donne une première preuve expérimentale des idées émises sur la naissance des espèces dans mon Livre sur la *Pangenèse intracellulaire*.

(9 juillet 1900.)

(Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, T. CXXXI, 1900, p. 124.)

SUR LES UNITÉS DES CARACTÈRES SPÉCIFIQUES

ET LEUR APPLICATION A L'ÉTUDE DES HYBRIDES.

La constitution des caractères spécifiques aux dépens d'unités bien distinctes est une thèse très féconde en conséquences pour les recherches physiologiques expérimentales. Quoique déduite elle-même de considérations purement théoriques[1]), elle rend superflues toutes les spéculations ultérieures, spéculations aujourd'hui très en faveur, mais pourtant si nuisibles au progrès de la science[2]).

C'est surtout dans le domaine des hybridations que l'étude de ces unités est appelée à provoquer une révolution importante dans les idées. La science des hybrides en est encore au point si habilement exposé par M. Focke dans son ouvrage sur les *Pflanzenmischlinge* (1881).

Les espèces et les variétés y sont considérées comme les unités, qui se combinent dans les hybrides. Souvent même on a comparé cette combinaison à un vrai mélange. L'exemple le plus simple en est donné par la considération de la couleur. Dans la théorie ancienne on s'attend à ce que la couleur de l'hybride serait celle qu'on obtiendrait en mélangeant des solutions artificielles des deux couleurs. Mais un grand nombre d'observations ne sont pas conformes à cette règle[3]), et parmi elles justement celles qui se rattachent aux cas les plus simples et qu'on devrait pourtant choisir de préférence comme typiques.

Cette idée d'un mélange se retrouve partout dans la littérature sur les hybrides. On en déduit la possibilité de divers mélanges, dans toutes les proportions possibles, et on a souvent pensé retrouver ces mélanges indéfinis et innombrables dans la progéniture des hybrides. Et certainement, dans tous les cas où il n'est pas encore possible de faire une analyse complète des caractères spécifiques, il va de soi qu'il ne sera pas non plus possible de bien analyser les hybrides.

Cette théorie attribue une influence prépondérante aux hybrides,

---

1) Intracellulare Pangenesis, *Opera V*, p. 1.
2) O. Hertwig, Zeit- und Streitfragen der Biologie, Heft I, 1894.
3) W. O. Focke, Die Pflanzenmischlinge, p. 474.

dans la composition desquels entrent plus de deux espèces ou variétés différentes, et surtout à ceux dans l'ascendance desquels les différents types se font valoir à des degrés divers. On a tâché de traduire tous ces cas dans des formules simples, et dans ces formules ce sont toujours l'espèce A et l'espèce B, la variété C ou D qui fonctionnent comme unités[1]).

L'analyse de ces unités semblait superflue. Dans mon livre sur la *Pangénèse intracellulaire* je me suis efforcé de démontrer que c'est pourtant bien cette analyse qui est appelée à éclaircir les différentes questions d'hybridation, restées si obscures jusqu'à présent. J'y ai énoncé la thèse *que l'image de l'espèce doit disparaître devant sa composition de facteurs indépendants*[2]). Dans toute hybridation on peut laisser de côté les caractères qui sont communs au père et à la mère et ne considérer que ceux par lesquels ils sont différents. Par ce moyen l'analyse se trouve tout d'un coup simplifiée à un très haut degré. Car chacun sait que les différences entre les parents d'un hybride sont très petites à côté des ressemblances nécessaires pour faire réussir la fécondation réciproque.

De plus, ces différences sont dans beaucoup de cas d'une nature qui permet très bien leur analyse. Souvent il est très évident que le père et la mère ne se distinguent que par un seul point, un seul caractère. Dans ce cas la règle du mélange n'a plus de valeur. Et même, si les parents se distinguent dans deux ou trois qualités, il se peut que toutes les trois soient prépondérantes dans l'un des parents et que l'hybride soit égal de forme et de couleurs à celui-ci. Ou bien l'hybride montre une qualité du père, une autre de la mère, sans mélange. Ces cas ne pouvaient pas échapper aux observateurs judicieux, mais ils ont été traités comme des exceptions à la règle générale[3]).

Tout au contraire la théorie doit considérer ces cas comme les plus simples et par cela même comme le point de départ à prendre pour les déductions applicables aux autres cas.

Pour cela il n'est point du tout nécessaire d'avoir recours à la théorie moléculaire sur les porteurs matériels invisibles des qualités héréditaires. Cette théorie conduit à deux principes, l'un énoncé par M. Spencer, l'autre par Darwin. Le premier suppose des unités correspondant à l'ensemble des caractères spécifiques, chaque sorte

---

1) Focke, l. c. p. 458.
2) Intracellulare Pangenesis, *Opera V*, p. 17.
3) Focke, l. c. p. 473.

de plante étant composée essentiellement d'un seul type d'unités. La théorie de Darwin, longtemps méconnue, suppose des unités spéciales pour chaque caractère simple ou élémentaire. Chaque espèce de plante ou d'animal se trouve donc composée d'un grand nombre d'unités bien différentes, tandis que deux espèces voisines consistent en les mêmes unités, à l'exception seulement des quelques points, par lesquels elles diffèrent entre elles[1]).

Pour la théorie de l'hybridation, on n'a pas à recourir à ces théories moléculaires. Aux unités invisibles correspondent des unités visibles toutes les fois qu'on réussit à faire l'analyse des caractères spécifiques. Et il suffit de ces unités visibles.

L'espèce comme telle n'est pas une unité. Elle est composée d'unités élémentaires. L'espèce est l'objet des études systématiques, mais ses composants forment l'objet des recherches expérimentales. Dans la théorie de la descendance commune les espèces ont hérité la plupart de ces unités élémentaires de leurs ancêtres, en y ajoutant quelques unités nouvelles. Mais ces qualités nouvelles sont bien souvent les mêmes dans différentes familles, ou même dans différents genres de la même famille. Le nombre de ces unités s'en trouve considérablement réduit; et ce nombre est bien moins grand qu'on pourrait le penser. Partout on retrouve les mêmes qualités spécifiques, surtout dans les qualités simples comme la couleur des fleurs, le nombre des parties de la fleur, la forme et l'incision des feuilles, etc. Sans doute il y a des qualités qui sont en apparence très compliquées et qui doivent réellement être aussi simples que les autres. Je cite comme exemples les différences entre les nombreuses sous-espèces de *Draba verna* ou de *Viola tricolor.* Mais la difficulté du problème ne peut pas être une raison pour abandonner le principe.

Ces unités ou ces caractères élémentaires peuvent être combinés en groupes. Cette thèse est déduite elle-même de la théorie[2]) et se trouve vérifiée dans les expériences sur l'hybridité. Il semble même que les hybridations soient à présent le seul moyen d'analyser ces groupes par l'expérience. On peut presque à volonté distribuer les constituants de ces groupes sur différents individus, les isoler de la sorte et les étudier séparément. La couleur rouge foncé de beaucoup de fleurs est un exemple d'un tel groupe d'unités, mais j'ai réussi

---

1) J'ai exposé ces différentes théories dans mon ouvrage précité sur la *Pangénèse intracellulaire,* et il me paraît que les principes énoncés alors suffisent comme point de départ pour les recherches physiologiques expérimentales de ce genre.

2) Intracellulare Pangenesis, *Opera V*, p. 14—15, p. 23 et ailleurs.

dans différents genres à en démontrer la composition et à en isoler les facteurs simples.

C'est un fait bien connu en horticulture, que le but des hybridations n'est pas toujours de mélanger les qualités spécifiques dans toutes les proportions désirables. Bien souvent le but est plus simple et plus clair. C'est le cas, par exemple, quand il s'agit de transporter une seule qualité d'une espèce nouvellement découverte dans une race de plantes hybrides ornementales. De cette manière on a obtenu les Amaryllis et les Bégonias à grandes fleurs aux pétales larges; le même principe était celui de M. Lemoine de Nancy lorsqu'il rendit ses Glaïeuls capables de résister à nos hivers, etc. Pour tous ces cas le principe des unités élémentaires se trouve appliqué depuis longtemps dans la practique; pourquoi ne pas en faire usage aussi dans les recherches scientifiques?

Seulement, depuis que j'ai exposé ces idées dans l'ouvrage cité, on a bien tâché d'en déduire des théories fantaisistes et séduisantes, mais non les hypothèses simples, qui pourraient servir de point de départ à des recherches expérimentales.

Pourtant il n'est pas difficile de faire ces déductions. Dans ce but on n'a qu'à considérer le nombre des caractères élémentaires dans lesquels les parents d'un hybride peuvent différer entre eux. Ce nombre peut être un seul, ou bien deux, trois, etc., il nous faut donc distinguer les catégories correspondantes[1]).

Je nomme *monohybrides* les hybrides dont les parents ne diffèrent que par un seul caractère. Ce sont ordinairement des formes dites variétés. Mais il y en a aussi qui sont généralement reconnues comme espèces, par exemple le *Datura Stramonium L.* et le *D. Tatula L.* Leur hybride a le caractère du *D. Tatula.*

Je nomme *di-tri-tétrahybrides* etc. les hybrides dont les parents se distinguent par deux, trois, quatre ou plusieurs qualités distinctes.

Et cela indépendamment de la question de savoir si ces qualités se trouvent réunies sur un seul parent (en manquant à l'autre) ou dispersées sur deux ou trois ou plusieurs parents. Ce n'est que le nombre des unités qui décide; leur origine est absolument indifférente.

Enfin j'appelle *polyhybrides* les hybrides dont les parents se distinguent par un grand nombre de qualités ou plutôt par des qualités qu'on ne peut pas encore compter exactement. Ils peuvent

1) Dans cet article je ne considère que les vrais hybrides en remettant à d'autres études les faux hybrides de M. Millardet.

être di-tri-ou polyphyles, c'est-à-dire originaires de deux, trois ou plusieurs espèces ou variétés; cela n'a qu'une signification secondaire. La plupart des hybrides décrits jusqu'à ce jour sont donc des polyhybrides dans ce sens.

A côté de ces distinctions il est nécessaire de faire encore une autre remarque. La théorie citée nous permet de considérer les caractères élémentaires comme indépendants les uns des autres, soit comme tels, soit comme groupes. On peut en déduire, que, si l'on considère dans un hybride quelconque un seul caractère, en n'ayant aucun égard aux autres, ce caractère devra suivre les mêmes lois que celles qui régiront les monohybrides. Il n'est donc point du tout nécessaire d'avoir toujours de vrais monohybrides, il suffit simplement de porter son attention séparément sur les divers caractères simples dans des hybridations quelconques.

La déduction la plus simple et la plus intéressante de la théorie est celle qui a rapport à la disjonction des qualités spécifiques dans les descendants des hybrides.

Dans un hybride on doit supposer que les qualités du père et celles de la mère sont réunies. Considérons le cas des monohybrides. Les deux formes ne se distinguent que dans un seul caractère, manquant à l'un, développé dans l'autre. Je prends pour exemple un hybride d'une fleur bleue et d'une fleur blanche. On appelle ces deux qualités: antagonistes; elles sont dues à la présence et à l'absence d'une seule propriété: la couleur bleue. L'hybride n'a pas une couleur intermédiaire, il est du même bleu que le parent bleu. Car les unités ne sont pas divisibles. Dans la descendance ces deux qualités antagonistes se disjoignent, quelques enfants sont bleus, quelques autres sont blancs.

Les faits que je viens d'énoncer sont très faciles à constater, je les ai souvent observés, soit pour la couleur bleue, soit pour la couleur rouge, soit pour des fleurs, soit pour des fruits. Il est seulement nécessaire de se borner à des couleurs vraiment simples. Je cite comme exemples: *Veronica longifolia* bleu × blanc; *Viola cornuta* bleu × blanc, *Trifolium pratense* rouge × blanc, *Aster Tripolium* bleu × blanc, *Solanum nigrum* à fruits noirs × à fruits jaunes, etc.

Dans l'hybride l'une des deux qualités antagonistes est visible, l'autre se trouve nécessairement à l'état latent. On nomme *dominante* la première, *récessive* l'autre. Dans les exemples cités c'est la couleur bleue ou rouge qui est dominante, tandis que le blanc devient latent. C'est donc la qualité positive qui est dominante et la qualité négative qui est récessive. C'est le cas le plus fréquent: l'hybride du

Datura Stramonium épineux × sans épines a des épines, l'hybride du *Lychnis vespertina* poilu × glabre a des poils. Je cite comme exemple du contraire le *Zea Mays cryptosperma*, dont l'hybride avec différentes formes ordinaires est dépourvu des grandes écailles de la race nommée.

Mais retournons à notre déduction. Evidemment le cas le plus simple de la disjonction sera l'héritage par parties égales. Cette distribution doit se faire dans la production du pollen et des ovules. Nous sommes donc conduits à admettre que la moitié des ovules et la moitié des graines du pollen auront la qualité dominante, tandis que l'autre moitié aura la qualité récessive.

De cette conclusion il suit une première loi: *Les grains du pollen et les oosphères des monohybrides ne sont pas hybrides eux-mêmes*; ils sont identiques au pollen et aux oosphères de race pure, ne portant chacun le substratum matériel que de l'une des deux qualités antagonistes. De même, il est évident que cette loi sera applicable non seulement aux monohybrides, mais à tous les vrais hybrides, à la condition de ne considérer chaque fois qu'une seule paire de qualités antagonistes.

Puis nous aurons comme seconde loi: *La moitié des grains de pollen et la moitié des oosphères auront le caractère dominant, l'autre moitié ne possédant que le caractère récessif.* Tout au moins c'est le cas le plus simple.

Considérons maintenant la fécondation[1]. Quatre cas sont possibles: Les ovules à caractère dominant seront fécondées par des grains de pollen du même caractère ou de la qualité opposée. De même pour les ovules à caractère récessif. La chance pour ces quatre cas est évidemment la même pour tous. Or nous aurons

a) 25 % D ♀ + D ♂
b) 25 % D ♀ + R ♂
c) 25 % R ♀ + D ♂
d) 25 % R ♀ + R ♂

D = Caractère dominant. R = Caractère récessif.

Le groupe *a* donnera des individus au caractère dominant pur.

Le groupe *d* donnera des individus au caractère récessif pur.

Les groupes *b* et *c* donneront de nouveaux hybrides, de la même constitution que les hybrides de la première génération.

On a donc la loi suivante: L'autofécondation des monohybrides

1) C'est-à-dire l'autofécondation. Le croisement avec l'un des parents constitue un tout autre cas, lequel du reste, est facile à déduire de celui-ci.

donne trois sortes de descendants, ¼ du caractère du grand'père, ¼ du caractère de la grand'mère, tandis que les autres deux quarts seront hybrides comme la mère.

La descendance des monohybrides est donc constituée pour la moitié d'individus purs (ayant le caractère du grand'père ou de la grand'-mère, et sans trace d'hybridité) *et pour l'autre moitié de monohybrides ayant les mêmes qualités que ceux de la première génération.*

Cette règle nous fournit le principe nécessaire pour trancher une question très difficile et depuis longtemps discutée. Je veux dire la question de savoir si, parmi les descendants de vrais hybrides, il peut y avoir des types constants. Ces races constantes, d'origine hybride, sont admises par les uns, niées par les autres[1]). La théorie en admet évidemment l'existence, seulement, dans le cas simple des monohybrides, elles ne représenteront pas une nouvelle combinaison de qualités, mais seulement les qualités pures des formes des parents.

Mais il n'est pas difficile de déduire de la règle des monohybrides ce qui doit se produire dans les cas des di-polyhybrides; on trouvera différentes combinaisons possibles et constantes parmi le grand mélange de formes. Toutefois leur nombre sera d'autant plus considérable que le nombre des points de différence entre les parents sera plus grand.

Kölreuter, Gärtner et d'autres hybridistes se sont souvent donné la peine de transformer un hybride entre deux espèces, par exemple dans le genre *Nicotiana*, pour le ramener au type d'un des parents, en le saupoudrant pendant 3–5 générations du pollen de celui-ci. Ils se seraient épargné cette peine s'ils avaient connu la théorie des unités spécifiques. Car on en peut déduire que sur un nombre assez grand d'individus on aura déjà dans la seconde génération des hybrides et, sans aucun concours des parents, le retour absolu à chacune des deux formes ancestrales; seulement, il faut pour cela une culture qui, selon le nombre des caractères différentiels, comprend des milliers d'individus, parfois plus de 10.000. Cela explique leur rareté, remarquée par tant d'expérimentateurs[2]).

Il ne suffit pas de trouver les explications de faits connus mais incompris ou mal compris jusqu'à présent ou de découvrir des règles strictes dans des phénomènes d'un désordre apparent. Il s'agit surtout de trouver la forme, sous laquelle le principe énoncé peut être contrôlé de la manière la plus facile par l'expérience.

1) Focke, l. c. p. 484.
2) Focke, l. c. p. 484, 485.

Or, il est évident que dans ce but on n'a qu'à semer les graines, obtenues par autofécondation d'un monohybride, ou par la fécondation libre dans un groupe de monohybrides bien isolé. Ce semis devra avoir la composition que nous avons déduite plus haut de la théorie des unités élémentaires des caractères spécifiques. Seulement, dans ce semis, les nouveaux hybrides auront le caractère dominant et ne se distingueront donc pas extérieurement des individus au caractère dominant pur. On aura donc:

D'après la théorie:	Visible:
a) 25 % D ♀ + D ♂	caractère dominant.
b) 25 % D ♀ + R ♂	caractère dominant.
c) 25 % R ♀ + D ♂	caractère dominant.
d) 25 % R ♀ + R ♂	caractère récessif.

En d'autres termes la composition sera

75 % individus au caractère dominant.
25 % „ „ „ récessif.

Cette règle sera vraie également pour tous les vrais hybrides, à la condition qu'on ne considère dans chaque expérience qu'une seule paire de qualités antagonistes.

Pour exécuter les expériences il faut évidemment trois étés successifs. Dans le premier on fait le croisement, dans le second on a une culture d'hybrides de la première génération; ils sont égaux entr'eux et peuvent être fécondés artificiellement ou par les insectes dans le cas d'un isolement complet. Pour cela le moyen le plus simple est de ne pas cultiver les parents dans cette seconde année. Autrement j'ai toujours enveloppé les fleurs castrées dans des sacs de parchemin transparents; les enveloppes de tulle ou de gaze ne suffisent pas, parce que souvent quelques fleurs réussissent à presser leur stigmate contre la tulle, ou même à en passer une maille, et pourront être fécondées de la sorte par des insectes avec du pollen étranger, comme je l'ai souvent observé.

Il est absolument indifférent de choisir l'une des deux formes pour père ou pour mère. Je préfère prendre pour mère le type au caractère récessif, parce que dans les cas d'une castration difficile (par exemple *Chelidonium majus*) la présence de quelques graines autofécondées se trahirait par le caractère récessif des plantes issues d'elles. Heureusement cette erreur ne se produit que très rarement, mais le choix indiqué donne toujours la sécurité de ne l'avoir pas commise.

C'est seulement dans le troisième été qu'il est nécessaire de compter

les plantes; j'ai eu toujours soin d'en avoir des centaines et parfois plus d'un millier, issues de deux, trois ou quatre parents, qui étaient eux-mêmes issus d'un seul croisement.

Le caractère dominant est celui de la première génération hybride; il doit se retrouver dans les ¾ de la seconde génération. C'est ce dont je me suis assuré par un grand nombre d'expériences. Je cite les résultats suivants:

A. Monohybrides.

Parent ayant le caract. dominant:	Parent ayant le caract. récessif:	Proportion des hybrides à caract. récessif:
Agrostemma Githago	*A. nicaeensis*	24 %
Chelidonium majus	*Ch. laciniatum*	26 %
Coreopsis tinctoria	*C. brunea*	25 %
Hyoscyamus niger	*H. pallidus*	26 %
Lychnis vespertina	*L. glabra*	28 %
Oenothera Lamarckiana	*O. brevistylis*	22 %
Solanum nigrum	*S. chlorocarpum*	24 %
Veronica longifolia	*V. alba*	25 %

B. Di-polyhybrides

(*En ne considérant que le caractère nommé*)

Parent ayant le caract. dominant:	Parent ayant le caract. récessif:	Proportion des hybrides à caract. récessif:
Datula Tatula (bleu)	*D. Stramonium*	28 %
Lychnis diurna (rouge)	*L. vespertina*	27 %
Trifolium pratense quinquefolium (rouge)	*T. p. americanum album*	25 %

Ce tableau montre que la proportion des hybrides à caractère récessif est toujours voisine de 25 pour cent.

On voit que les caractères antagonistes choisis dans ces expériences sont des plus différents. Dans la plupart c'est le caractère positif qui est dominant, mais dans le *Coreopsis* et probablement aussi dans le *Chelidonium* c'est le caractère négatif qui domine. Le *Datura Tatula* est souvent considéré comme une variété du *D. Stramonium*; mais dans ce cas ce serait le caractère de l'espèce qui serait récessif. La plupart des formes citées doivent être considérées comme très anciennes; leur origine n'étant pas attestée par des documents historiques. Seules le *Chelidonium laciniatum* et l'*Oenothera brevistylis* sont d'origine connue et récente. Le premier a été observé pour la première fois en 1590, comme l'a démontré M. E. Rose

dans son intéressant article sur cette plante[1]), et le second[2]) n'a été trouvé qu'il y a quinze ans par moi-même dans les environs d'Hilversum (Pays-Bas).

Les chiffres ci-dessus démontrent la loi de disjonction des hybrides dans sa forme la plus facilement accessible à l'expérience. Elles montrent que cette loi a une signification très générale pour le règne végétal. Je décrirai ailleurs une série plus grande d'expériences qui confirmeront cette conclusion. D'ailleurs, une fois trouvée, cette loi peut évidemment être confirmée par des cultures d'une étendue moins grande.

Toutefois, pour une démonstration complète il est nécessaire de décomposer les 75 % d'individus à caractère dominant en leurs deux groupes, les 25 % du type constant et les 50 % du type hybride. Dans ce but il est nécessaire de féconder un certain nombre de ces individus par leur propre pollen et de semer leurs graines séparément.

On aura donc, dans le quatrième été, autant de cultures qu'on a fécondés d'individus l'année précédente. Chaque culture donnera la diagnose de sa plante-mère. Les 25 % à caractère dominant constant ne devront donner que des cultures pures de ce caractère. Les 50 % hybrides doivent se comporter justement de la même manière que dans la génération précédente, c'est-à-dire se disjoindre en 75 % de plantes à caractère dominant et en 25 % d'individus à caractère récessif. Enfin les individus récessifs de la 3e année ne donneront eux aussi dans la 4e qu'une progéniture pure.

J'ai vérifié cette conclusion au moyen de cultures provenant d'un croisement de deux variétés de Pavot Somnifère (*Papaver somniferum*). On nomme *Méphisto* les fleurs rouge-feu à taches basales noires sur les pétales, chaque pétale en portant une sur son tiers inférieur. Dans la variété dite *Danebrog* (pavillon danois) les fleurs sont d'un rouge beaucoup plus pâle, et les taches basales, de la même forme et de la même grandeur, sont tout à fait blanches. J'ai croisé le *Méphisto* par le *Danebrog* en 1893; je trouvai en 1895 la composition attendue (75 % et 25 %), et par les cultures de 1896 je trouvai pour la composition de la génération précédente:

Méphisto constants	24 %
Hybrides	51 %
Danebrogs constants	25 %

---

1) E. Rose, Le *Chelidonium laciniatum Miller* (Journal de Botanique, Nos 16—18, 1895).

2) cf. Jul. Pohl, Ueber Variationsweite von *Oenothera Lamarckiana* (Oesterr. botan. Zeitschrift, 1895, No 5—6).

Le caractère qui domine dans les hybrides est celui du *Méphisto* (taches noires).

Si l'on appelle N les pieds à taches noires et B les pieds à taches blanches, on obtiendra donc pour deux cultures successives:

100 Graines hybrides de N et de B		
75 N		25 B
25 N	50 N	–
25 N	37,5 N + 12,5 B	–

J'ai poursuivi cette expérience encore pendant deux générations ultérieures (1897 et 1898) en semant les graines autofécondées d'un certain nombre d'individus au caractère dominant. Dans chacune de ces deux générations quelques porte-graines donnaient une progéniture pure, et quelques autres un mélange des deux types. J'ai toujours compté ces individus dans toutes mes cultures et j'ai ainsi vu se vérifier la loi énoncée pendant quatre générations successives (1895–1898).

On peut condenser l'ensemble de ces résultats, en admettant, comme nous l'avons dit plus haut, que les deux qualités antagonistes, dominante et récessive, sont distribuées par parties égales sur les graines de pollen et sur les ovules.

Si l'on appelle D les graines de pollen ou les ovules ayant le caractère dominant et R ceux qui ont le caractère récessif, on peut se représenter le nombre et la nature des hybrides par la formule suivante, dans laquelle les nombres D et R sont égaux.

$$(D + R)\,(D + R) = D^2 + 2\ DR + R^2$$

Cela revient à dire qu'il y aura 25 % de D, 50 % de DR et 25% de R.

Les individus D auront le caractère dominant pur, l'ayant hérité du père et de la mère. De la même façon les individus R auront le caractère récessif; DR seront des hybrides, portant le caractère dominant apparent et le caractère récessif latent.

La disjonction des caractères antagonistes par parties égales, déduite du principe des unités élementaires des caractères spécifiques comme le cas le plus simple, se trouve donc d'une application bien parfaite et bien générale dans le règne végétal. Parmi les vrais hybrides je n'ai pas encore rencontré d'exception à cette règle.

Les cultures de la descendance des hybrides, c'est-à-dire dans la seconde génération, ou dans la troisième année de l'expérience, sont très démonstratives, lorsqu'on les voit au moment où elles déploient les caractères antagonistes dans toute leur splendeur. C'est le cas pour la plupart des espèces, lorsqu'elles sont en fleurs, et cette période est restreinte à quelques semaines de l'été. Pour la Chelidoine mentionnée ci-dessus, on peut compter et arracher les jeunes plantes dès les premières feuilles, dans les terrines où on les a semées; et, la durée de la période démonstrative se trouve ainsi diminuée. Les résultats sont plus longtemps visibles avec les hybrides des fruits, comme le *Solanum* cité plus haut, le *Datura Stramonium* × *inermis*, ou à tige et à feuillage coloré comme le *Datura Tatula* × *Stramonium*. Seulement, pour compter il faut presque toujours arracher, et la composition du semis peut s'en trouver temporairement changée.

J'ai donc cherché un moyen de démonstration à la fois plus durable et plus facile de la loi de disjonction des hybrides et je me suis adressé dans ce but aux épis de Maïs, sur lesquels on peut compter directement les graines des deux sortes, pourvu qu'elles aient des caractères antagonistes visibles à l'œil nu.

Ces caractères se trouvent dans l'endosperme, soit dans sa couleur, soit dans sa constitution chimique. Dans un article précédent j'ai démontré que, par suite de la double fécondation découverte par MM. Nawaschine et Guignard, dans les croisements du Maïs, l'endosperme doit être hybridé aussi[1]). Et en admettant, sous le rapport des caractères disjoints, l'identité des deux noyaux polaires du sac embryonal, entr'eux et avec l'oosphère les lois déduites plus haut s'appliqueront aussi à l'endosperme: celui-ci aura le caractère dominant s'il est hybride, et sur les épis produits par les hybrides ¼ des endospermes doit montrer le caractère récessif et les trois autres quarts le caractère dominant.

Dans les hybrides de couleurs c'est la couleur qui est dominante: son absence constitue le caractère récessif.

Dans les hybrides de constitution chimique c'est la production de l'amidon qui domine, tandis que le sucre, accumulé sans être changé en amidon, forme le caractère récessif.

Le premier fait a été signalé par de Vilmorin, le second par Körnicke; je les ai observés tous les deux dès 1876. D'ailleurs, ils sont bien connus des cultivateurs de Maïs.

1) *Sur la fécondation hybride de l'endosperme chez le Maïs* (*Opera VI*, p. 270).

Je me suis borné dans ces expériences au croisement entre la variété sucrée blanche et une variété à amidon, choisissant pour celle-ci la variété dite „Arlequin" à fruits jaune striés de rouge. Cette forme varie beaucoup dans ce caractère, elle produit des épis parfaitement rouges et des épis sans stries ou presque sans aucune strie rouge, et tous les types intermédiaires. Cette variation se retrouve dans les hybrides.

J'ai exécuté le croisement en 1898 et j'ai eu une culture de deux mètres carrés d'hybrides en 1899. Ils ont porté des épis de couleur variable, mais tous montrant environ les trois quarts des graines à endosperme amylacé et l'autre quart à endosperme sucré. Les premières graines sont lisses, d'un blanc de craie à l'intérieur, les autres sont ridées par le dessèchement et plus ou moins transparentes. Sur les épis rouges elles sont tout aussi rouges que les autres, sur les épis striés elles ne sont pas plus pauvres en stries que les graines amylacées.

Un seul épi équivaut donc à un groupe de quelques centaines d'individus d'une des cultures citées plus haut. Une fois séché il est de tous temps prêt pour la démonstration.

J'ai compté:

Epi:	*Gr. amylacées*:	*G. sucrées*:	*Somme*:	*Récessifs*:
		A. Epis rouges		
No. 1	253	80	333	24 %
No. 2	146	36	182	20
Somme	399	116	515	22,5 %
		B. Epis jaunes blancs		
No. 3	288	92	380	24 %
No. 4	305	91	396	23
No. 5	242	80	322	25
No. 6	251	85	336	25
No. 7	289	100	389	26
No. 8	201	76	277	27
No. 9	383	137	520	26
No. 10	326	119	445	27
No. 11	289	92	381	24
No. 12	142	49	191	26
No. 13	183	80	263	30
No. 14	98	34	132	24
No. 15	164	47	211	26
Somme	3161	1082	4243	25,5 %

C. Epis striés de rouge

No. 16	276	88	364	24
No. 17	331	87	418	21
No. 18	276	93	369	25
No. 19	189	71	260	27
No. 20	167	48	215	22
Somme	1239	387	1626	23,8 %

Comme on le voit, la coïncidence est assez grande, pour que chacun de ces épis puisse être considéré comme une preuve de la loi de disjonction des hybrides.

Cette loi n'est pas nouvelle. Elle a été énoncée, pour un cas particulier (les pois), il y a plus de trente années. C'est Gregor Mendel qui l'a formulé dans un mémoire intitulé „*Versuche über Pflanzen-Hybriden*", inséré dans le journal *Verhandlungen d. nat. Vereins in Brünn* (T IV, p. 1), 1865. Mendel en a déduit les conséquences non seulement pour les monohybrides, mais aussi pour les di-polyhybrides.

Ce mémoire, trop beau pour son temps, a été méconnu et oublié. On ne le trouve cité que rarement, et alors seulement pour des observations accessoires[1]). Aussi n'en ai-je pris connaissance moi-même qu'après avoir achevé la partie la plus essentielle des expériences citées dans cet article, et notamment, après avoir trouvé la démonstration du principe par la quatrième année de culture (1896) de mes pavots croisés.

J'espère cependant avoir démontré que la loi de Mendel ne vaut pas seulement pour les pois, mais qu'elle s'applique d'une manière très générale à tous les vrais hybrides.

Amsterdam, 19 mars 1900.

---

1) Depuis la rédaction du présent article et la publication de ma note préliminaire „Sur l'origine expérimentale d'une nouvelle espèce végétale (26 mars 1900)" MM. Correns et Tschermak ont décrit aussi des expériences à l'appui de la thèse de Mendel.

(Revue générale de Botanique, Tome XII [1900], p. 257.)

SUR LA FÉCONDATION HYBRIDE DE L'ENDOSPERME CHEZ LE MAÏS.

(Planche I.)

La découverte la plus frappante de la dernière année a été sans doute celle qui a été publiée presque en même temps par M. Nawaschine et par M. Guignard. Le tube pollinique de *Fritillaria tenella*, de *Lilium Martagon* et d'autres Phanérogames contient deux spermatozoïdes, dont l'un sert à la fécondation de l'oosphère, tandis que l'autre se fusionne avec le noyau central combiné du sac embryonnaire. L'endosperme doit donc son origine tout aussi bien à une fécondation que l'embryon lui-même; il est, comme l'a dit M. Le Monnier, une plante accessoire, indépendante de la plante-mère et associée à l'embryon pour en faciliter le développement. C'est, pour ainsi dire, le jumeau de l'embryon.

De cette découverte capitale on peut déduire une méthode de démonstration expérimentale[1]). Il s'agit de l'appliquer à l'hybridation. Car dans ce cas l'endosperme doit être hybridé aussi. Seulement, cet individu rudimentaire ne possède ordinairement pas de caractères qui permettraient de démontrer sa nature mixte. Cependant, il y a des exceptions à cette règle, et parmi elles se trouvent différentes variétés de Maïs, dont l'endosperme varie soit par la couleur, soit par la production de sucre au lieu d'amidon. Ces caractères sont visibles à l'œil nu, sans examen microscopique; l'enveloppe du grain est assez transparente pour donner à celui-ci la couleur de l'albumen et, quant aux grains sucrés, ils se rétrécissent et se rident en se desséchant, et deviennent tout-à-fait transparents.

En croisant le Maïs sucré avec un Maïs amylacé, ou un Maïs à grains incolores avec une variété colorée, on verra donc directement sur l'épi si l'albumen est hybridé ou non. Le premier cas donnera donc une preuve macroscopique de la fécondation de l'endosperme, preuve aussi élégante pour la démonstration que facile à obtenir.

---

1) Une note préliminaire „Sur la fécondation hybride de l'albumen" a été présentée par M. le Prof. Bonnier à l'Académie des Sciences (Voyez *Opera VI*, p. 197). Quelques semaines après M. C. Correns, de Tubingue, a publié le même résultat dans les Berichte der d. botan. Gesellsch., Bd. XVII, Heft 10. Sèance du 29 déc. 1899, p. 410.

M. le Prof. Nawaschine a publié sa découverte à la Séance du 24 août 1898 de la Section botanique du Congrès des naturalistes à Kiew[1]) et dans le Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de Saint-Pétersbourg[2]). Les Fritillaires et les Lis se prêtaient éminemment à une révision des phénomènes de fécondation à l'aide des méthodes perfectionnées des derniers temps, vu l'extrême lenteur de ce processus, qui permet d'en suivre exactement toutes les phases.

M. le Prof. L. Guignard a décrit succinctement ses recherches dans les *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences* du 4 avril 1899, en y ajoutant les figures démonstratives des phases les plus intéressantes[3]).

Il ressort de ces publications qu'on peut apercevoir, quand le tube pollinique est en contact avec le sac embryonnaire, les deux cellules génératives, qui ont une forme cylindrique ou allongée, et qui sont courbées ou spiralées comme de vrais spermatozoïdes. On les voit libres dans le protoplasme du sac embryonnaire. Quelque temps après l'un d'eux s'approche de l'oosphère et en féconde le noyau. L'autre est destiné à féconder le noyau central du sac embryonnaire et se fusionne soit avec le noyau supérieur (sœur de l'oosphère) avant sa combinaison avec le noyau de la moitié inférieure, soit avec les deux noyaux après leur combinaison. Il en résulte que le noyau générateur de l'endosperme possède, non le nombre double, mais le nombre triple de chromosomes des cellules sexuelles.

L'entrée de deux cellules génératrices dans le sac embryonnaire et la fécondation de l'endosperme se retrouvent chez un certain nombre d'autres espèces, appartenant en partie à d'autres familles que les Liliacées, et paraissent donc être un phénomène bien général pour les Phanérogames.

Pour l'étude de la fécondation hybride de l'endosperme le Maïs se présenta de lui-même. En effet, les phénomènes dont il s'agit ne sont pas nouveaux. Au contraire, ils ont été décrits déjà il y a environ un siècle et demi et sont largement connus des cultivateurs[4]). Ils ont été étudiés expérimentalement et très soigneu-

---

1) Botan. Centralblatt, 1899, T. LXXVII, p. 62.

2) T. IX, 1898, No. 4 et Botan. Centralblatt, 1899, T. LXXVIII, p. 241—245.

3) Voir Revue générale de Botanique, T. XI, p. 127, 1899.

4) Expériences citées par Darwin: Variations of animals and plants under domestication. I, p. 430.

sement par M. Henri Lévêque de Vilmorin, dont nous regrettons la mort prématurée, et par divers autres savants.

Seulement, l'explication manquait. On s'aidait d'hypothèses et de dénominations plus ou moins heureuses, sans comprendre ce qui se passait. On pensait à une influence dynamique ou plus tard enzymatique, soit du tube pollinique, soit de l'embryon lui-même, sur les autres parties de la graine. Parfois même des observations moins exactes ont fait admettre une telle influence sur d'autres parties de la graine que l'endosperme.

C'est la découverte de la fécondation de l'endosperme par le second spermatozoïde du tube pollinique qui a jeté un jour tout nouveau sur cette catégorie de faits. Comme je l'ai fait remarquer plus haut, elle conduit à faire admettre la possibilité de l'hybridation directe de l'endosperme d'une graine par le pollen d'une autre variété. Et cela suffit complètement pour expliquer les faits.

Ces faits sont en général les suivants: les variétés de Maïs en question sont des formes bien constantes, quand on les sème isolément, et de graines pures. Ce sont plutôt des sous-espèces que des variétés, plutôt encore de petites espèces ou des espèces élémentaires, bien tranchées et à origine inconnue, formant ensemble l'espèce collective qu'on appelle *Zea Mays*. Mais quand on cultive ces formes l'une à côté de l'autre, plusieurs d'entre elles ne se maintiennent pas pures, même dans la première année. Une partie plus ou moins grande des épis est devenue mixte, chaque épi portant deux sortes de graines, mélangées de diverses manières. Ce sont, à côté des graines de la race pure, d'autres qui montrent les qualités d'une variété voisine. Le pollen de celle-ci doit donc posséder la faculté d'influer directement sur les graines de la première.

Darwin mentionne les expériences très soigneuses que Savi a faites sur ce sujet et qui ont été publiées par Gallesio, dans sa *Teoria della Reproduzione*, en 1816.

Mais les expériences les plus belles et les plus généralement connues sur cette question sont celles qu'Henri de Vilmorin a communiquées en 1867 à la Société botanique de France[1]). Frappé du fait que les observations des cultivateurs de Maïs étaient en contradiction avec les règles généralement admises en botanique, il a vérifié ces observations par une grande série d'expériences, en prenant toutes les précautions possibles. Il semait ses variétés à

---

1) Bulletin de la Société botanique de France. T. 14, p. 246. Séance du 29 nov. 1867.

des distances de 300 à 400 mètres, avec des murs et des arbres dans l'intervalle afin d'empêcher le transport du pollen par le vent, et la pureté des différentes récoltes attestait la suffisance de cette précaution. Il expérimentait sur une dizaine de variétés différant par la couleur des graines et fécondait dans chaque lot quelques épis par le pollen d'une autre variété, en ayant soin de protéger les stigmates contre le propre pollen par des enveloppes artificielles. Toutefois, de Vilmorin fait remarquer que ce soin est superflu et qu'on peut aussi bien laisser les stigmates libres en les saupoudrant de temps en temps du pollen de l'autre type. La proportion des grains modifiés est alors souvent même très forte.

Les changements observés portaient seulement sur la couleur des grains et non sur leur forme. C'était surtout le pollen du Maïs noir qui, porté sur les stigmates d'autres variétés, du Maïs français blanc par exemple, introduisit la couleur noire sur ces épis.

En ouvrant ces grains, devenus noirs par le pollen étranger, il voyait "que la couleur noire ne réside pas dans l'écorce du grain, mais bien dans la partie cornée", en d'autres termes, dans l'endosperme. Le fait de l'hybridation de l'endosperme était donc démontré, il ne manquait que l'explication.

Vilmorin ne paraît pas avoir étudié la variété sucrée. Au contraire, Körnicke, dans une note sur les plantes du jardin botanique et économique de Poppelsdorf, décrit des expériences sur cette forme[1]). Des croisements entre diverses variétés donnaient de nouvelles preuves de l'influence directe du pollen sur la plante-mère, comme on disait alors. Le pollen du Maïs bleu produit dans les épis des variétés blanches des grains bleus; la même observation est citée pour un Maïs jaune. En fécondant le Maïs sucré par le pollen d'un Maïs à amidon, les grains deviennent en partie amylacés et lisses; c'est donc ici encore l'endosperme qui est modifié. En sens inverse, cette influence ne se manifeste pas: c'est le principe le plus fort qui a cette influence, tandis qu'elle manque au principe faible.

M. F. Hildebrand a fait une autre expérience dans le même but[2]). Après s'être assuré de la pureté des races qu'il employait, il a pollinisé une variété jaune par le pollen d'une variété à grains d'un brun presque noir. Il récolta deux épis à grains mixtes. Environ la

---

1) F. Körnicke, dans Sitzungsberichte des naturhistorischen Vereins der preussischen Rheinlande und Westfalens, 1876, p. 47.

2) Botanische Zeitung, 1868, p. 327.

moitié des grains de chaque épi était jaune, l'autre d'un brun foncé, comme dans le père.

M. Focke a donné un résumé succinct du résultat de ces expériences, dans son grand livre sur les hybrides végétaux[1]). Il a proposé le nom de xénies pour tous les cas, dans lesquels on a pu constater, ou bien présumer, une influence du pollen sur les caractères héréditaires du fruit ou de la graine en dehors de l'embryon. On pourrait dès maintenant diviser les xénies en deux groupes, dont l'un contiendrait les cas d'hybridation de l'endosperme, somme dans le Maïs, tandis que l'autre groupe serait provisoirement réservé aux xénies douteuses.

J'ai commencé mes expériences sur l'influence directe du pollen de Maïs en 1876, ayant lu l'article de Vilmorin et les remarques de Darwin à ce sujet. Dans ce but, je cultivais le Maïs sucré à côté du Maïs amylacé ordinaire, dit de Bade; le pollen des deux variétés pouvait être transporté aisément, par le vent, de l'une à l'autre. Le Maïs sucré montrait dans ses épis l'influence du Maïs amylacé; l'inverse n'avait pas lieu. De même je cultivais le Maïs noir à côté de la variété blanche, sur laquelle je récoltai des épis ayant une partie de leurs grains colorés en noir. C'était comme dans l'expérience de Körnicke, le caractère le plus fort, c'est-à-dire celui de l'espèce, qui l'emportait sur le caractère le plus faible, c'est-à-dire celui de la variété ou sous-espèce. C'était, comme dans beaucoup d'autres cas d'hybridation simple, le caractère le plus ancien qui l'emportait sur le caractère le plus jeune. Je conserve encore quelques épis à grains blancs et noirs mélangés et une demi-douzaine des épis mixtes, récoltés sur le Maïs sucré: ils montrent, dans environ $\frac{1}{4}$–$\frac{1}{3}$ des graines, le caractère du père. Quelques grains épars semblent combiner les caractères du père avec ceux de la mère, étant lisses d'un côté et ridés de l'autre.

Mes cultures de Maïs ont été continuées depuis, mais avec beaucoup d'interruptions. Le climat d'Amsterdam n'est pas bien favorable à ces études; car parmi les variétés qui fructifient chez nous il y en a, et des plus intéressantes, dont la récolte échoue de temps en temps parce que dans les années défavorables elles ne mûrissent aucun grain. J'ai dû faire un choix, et j'ai restreint mes études à la variété sucrée blanche, ce qui, à mon avis, suffirait pleinement pour pouvoir juger en général des phénomènes en question.

Dans les expériences des auteurs cités, on s'est assuré de la pureté

---

1) W. O. Focke: Die Pflanzenmischlinge, p. 517.

des variétés, on a pris beaucoup de précautions pour la fécondation, et l'on a récolté des épis à grains mixtes. Ce qui manquait, c'est l'étude de la nature de ces grains, la démonstration de la pureté des caractères héréditaires des uns et de la nature hybride des autres. Il ne suffit pas d'une culture d'une année; il est indispensable de semer la récolte obtenue, pour juger de ses caractères. J'ai obtenu cette série complète en 1898 et 1899[1]).

La variété sucrée blanche est une variété très pure. J'ai fait pendant deux années une expérience de contrôle avec des grains du lot, qui a servi pour les expériences d'hybridation. En 1898 j'avais environ quarante exemplaires, et en 1899 je possédais par leurs grains une seconde génération de soixante plantes qui donnaient soixante-sept épis pleins de grains, lesquels, tous sans aucune exception, étaient sucrés. Ces cultures se trouvaient dans la dépendance du jardin botanique et étaient éloignées de mon jardin d'expériences d'environ 100 mètres et séparées de ce jardin par les arbres et les arbustes d'un parc public. Il n'y avait donc pas à craindre que le vent pût transporter le pollen d'une culture à l'autre.

En vue de l'hybridation je n'ai pas fait usage d'enveloppes artificielles pour les stigmates, mais j'ai cultivé mes plantes sur un carré séparé. Ce carré portait onze individus bien vigoureux, qui ont subi parfaitement les mêmes opérations. Ces opérations consistaient dans l'enlèvement presque total des inflorescences mâles avant l'ouverture des fleurs et dans la pollinisation des stigmates par des saupoudrements répétés et aussi riches que possible avec le pollen de la variété amylacée.

J'aurais pu enlever les inflorescences tout-à-fait et avoir soin de ne permettre l'accès qu'au pollen de la variété choisie comme père. Dans ce cas j'aurais obtenu des épis uniformes, à grains hybrides, il est vrai, mais ne se distinguant extérieurement par aucun caractère de la variété amylacée ordinaire. Ces épis auraient donc été peu propres à la démonstration; maintenant, la présence d'un certain nombre de grains autofécondés et sucrés sert à démontrer l'origine de mes épis.

---

1) C'est en avril 1899 que M. Guignard a eu l'obligeance de m'envoyer sa publication et que j'ai pris connaissance du travail de M. Nawaschine par le Botan. Centralblatt. En annonçant le résultat de leurs travaux dans un journal hollandais, j'ai signalé la possibilité de la fécondation hybride de l'endosperme en général, et en particulier pour le Maïs (Album der Natuur, 1 Juillet 1899, W B, p. 70).

La pollinisation hybride a été exécutée au mois d'août 1898. La récolte donna dix épis plus ou moins grands et bien couverts de grains. L'un des épis était ramifié, portant à sa base trois épis latéraux, riches en grains comme l'épi central. C'est une monstruosité très fréquente dans mes cultures, comme le sont aussi les fleurs et branches mâles dans les épis et les fleurs ou groupes de fleurs femelles dans les inflorescences terminales.

Les dix épis récoltés sur mes onze plantes portaient chacun les deux sortes de grains, mais dans des proportions très variées. Il y en a qui ne montrent que de rares grains ridés parmi l'abondance de grains lisses, d'autres ont les trois quarts ou les deux tiers de leurs grains autofécondés et les autres, épars entre ceux-ci, amylacés. Ces derniers sont blancs et jaunes, comme dans la variété ordinaire.

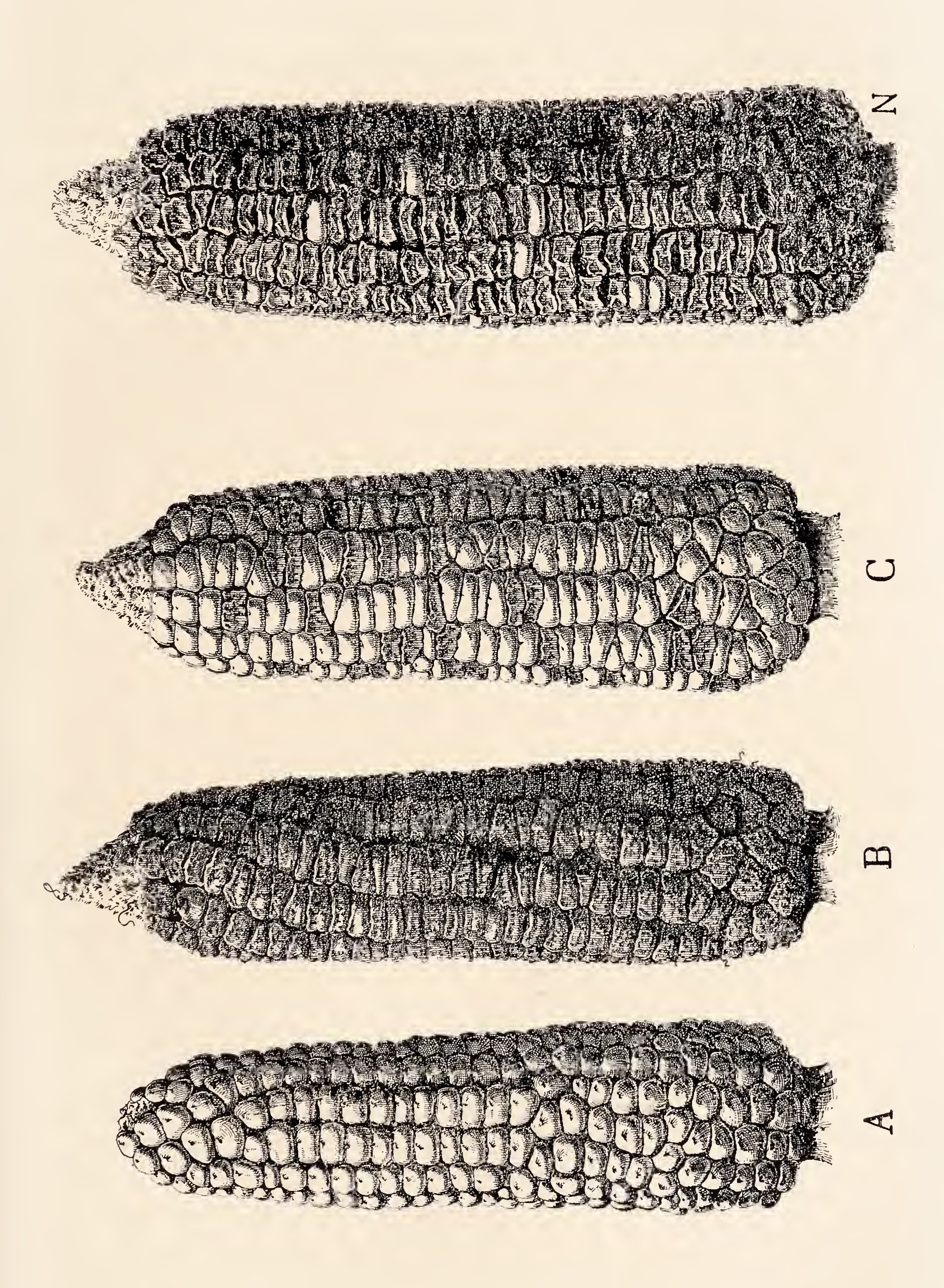
Réservant la majeure partie de ces épis pour la démonstration, j'en ai choisi un des plus beaux pour en semer les grains en 1899. Cet épi avait dix rangées de grains dont 180 étaient amylacés et 66 sucrés. J'ai séparé les deux sortes et j'en ai semé un nombre assez grand pour avoir, sur chacune des cultures, environ trente plantes lors de la floraison.

Les grains sucrés reproduisirent la variété sucrée tout-à-fait pure; ces grains étaient donc évidemment produits par l'autofécondation.

Les grains amylacés donnèrent des individus hybrides. Je les ai laissés se fertiliser entre eux par leur propre pollen. Sur trente-deux plantes je récoltai trente-cinq épis riches en grains. Tous ces épis étaient de nature mixte. Environ un quart des grains étaient sucrés, les trois autres quarts étaient amylacés. Ces grains se trouvaient mélangés sur chaque rangée et sur chaque partie de l'épi; leur mélange ne paraissait être réglé que par les lois de la probabilité. Les grains sucrés et ridés étaient revenus au caractère de la grand-mère, les autres à celui du père et du grand-père. Le nombre des grains fertiles variait, pour la plupart de ces épis, entre trois cents et quatre cents.

Les grains amylacés de mes épis croisés de 1898 étaient donc des hybrides, aussi bien pour leur endosperme que pour leurs embryons. L'albumen avait tout à-fait le caractère du père, bien rempli d'amidon et sans trace visible de sucre, d'un blanc de craie à l'intérieur et avec une surface lisse et sans rides. L'embryon produisit une plante hybride, capable comme tant d'autres hybrides, de reproduire le type des deux parents.

Je n'ai pas observé sur ces épis de grains intermédiaires, moitié sucrés, moitié amylacés, pas plus dans la récolte des épis croisés


N
C
B
A



de 1898, que dans celle, bien plus étendue, des épis hybrides de 1899.

Il est donc prouvé dans ces expériences que:

1° Chaque grain, dont l'endosperme montre le caractère du père, a un embryon hybride;

2° Chaque grain, dont l'endosperme montre les caractères de la plante mère, a un embryon de race pure et est donc autofécondé.

Ou en d'autres termes:

L'hybridation de l'embryon a toujours été accompagnée de l'hybridation de l'endosperme.

Les expériences sur l'influence dite directe du pollen de Maïs sur les graines croisées trouvent leur explication, vainement cherchée depuis plus d'un siècle, dans la découverte de la fécondation double par M. Nawaschine *et par* M. Guignard. *De leur côté elles donnent une démonstration, aussi frappante que facile à se procurer, de cette remarquable découverte.*

Ou enfin en peu de mots: *La double fécondation se trouve corroborée par l'hybridation double.*

(Université d'Amsterdam.)

Explication de la Planche 1.

Fig. A. — Maïs amylacé ordinaire (grains lisses).
Fig. B. — Maïs sucré blanc (grains ridés).
Fig. C. — Épi hybride, produit par une plante issue d'une graine croisée. Les grains sont pour les trois quarts amylacés et pour un quart sucrés et ridés.
Fig. N. — Épi de Maïs sucré blanc, fécondé en partie par le Maïs amylacé. On voit dix grains blancs et lisses, qui sont dus à l'influence du pollen étranger, amené naturellement par le vent.

(Revue générale de Botanique, Tome XII [1900], page 129.)

SUR LA MUTABILITÉ DE L'OENOTHERA LAMARCKIANA.

Presque toujours les espèces à l'état sauvage se montrent à notre observation directe comme immuables, quoique très polymorphes; c'est-à-dire que les graines d'un même individu peuvent reproduire toutes les formes, tandis que dans une espèce douée de mutabilité il apparaît des individus ayant de nouveaux caractères, et qui, isolés, reproduisent uniquement la forme apparue.

Dans les plantes cultivées la mutabilité n'est ordinairement, en grande partie, qu'apparente; c'est plutôt un état de polymorphie qu'un phénomène de changement. Les formes vraiment changeantes de nos cultures doivent presque toujours cette propriété à l'hybridation.

Il est très rare de trouver une espèce pure à l'état de mutabilité. L'Oenothère de Lamarck, que je cultive depuis plus de douze années dans mon jardin d'expériences, m'a présenté cette mutabilité. Elle produit constamment des formes nouvelles. La plupart sont incapables d'un développement normal et périssent bientôt sans arriver à produire des graines; d'autres sont complètement stériles. Toutefois, il y en a sept qui se sont reproduites par graines dans une proportion assez grande pour permettre une étude exacte.

Ces sept espèces sont l'*Oe. gigas*, décrite dans une Note précédente[1]), l'*Oe. albida* à feuilles très étroites, blanchâtres, à fleurs d'un jaune pâle et à fruits courts, l'*Oe. oblonga* à feuilles oblongues, pétiolées, à tige courte se terminant en un épi dense avec des fleurs moins grandes que dans l'espèce mère et des fruits petits, l'*Oe. rubrinervis* à tige fragile par le développement imparfait des fibres libériennes, l'*Oe. lata*, rendue femelle par l'avortement complet du pollen (accompagné d'un développement anormal de la couche cellulaire interne de la paroi des anthères) et très facile à reconnaître par l'ampleur de tous ses organes, l'*Oe. scintillans* à feuilles étroites d'un vert foncé et comme luisantes, à fleurs et à fruits petits, et l'*Oe. nanella*, forme naine d'une hauteur de quelques décimètres seulement.

L'*Oe. gigas* ne s'est présentée qu'une seule fois; les autres espèces se sont produites plus ou moins régulièrement dans chaque génération et souvent en nombre assez grand.

---

1) *Opera VI*, p. 253.

L'*Oe. Lamarckiana* a été cultivée, dans les trois premières générations, de 1886 à 1891, comme bisannuelle. Les porte-graines, au nombre de six à dix pour chaque génération, ont fleuri chaque fois sur un carré bien isolé. Les cinq générations suivantes ont été annuelles (1895–1899); les porte-graines ont fleuri dans des sacs de parchemin et ont été fertilisés artificiellement.

L'aperçu suivant, disposé en forme d'arbre généalogique, donne le nombre des individus transformés, issus directement des porte-graines normaux:

Génération.	*Oe. gigas.*	*albida.*	*oblonga.*	*rubrinervis.*	*Lam.*	*nanella.*	*lata.*	*scintillans.*
8e 1899.......	.	5	1	.	1700	21	1	.
7e 1898.......	.	.	9	.	3000	11	.	.
6e 1897.......	.	11	29	3	1800	9	5	1
5e 1896.......	.	25	135	20	8000	49	142	6
4e 1895.......	1	15	176	8	14000	60	73	1
3e 1890–1891..	.	.	.	1	10000	3	3	.
2e 1888–1889..	.	.	.	.	15000	5	5	
1e 1886–1887..					9			

Les annotations, faites annuellement sur cette culture et sur les semis des graines d'un certain nombre des individus transformés, m'ont conduit aux conclusions suivantes:

1° Les espèces nouvelles se montrent subitement, sans intermédiaire ni préliminaire; l'individu transformé offre tous les caractères du nouveau type, quoiqu'il soit issu lui-même de parents et de grands-parents tout à fait normaux.

2° Les graines des individus transformés donnent toutes le nouveau type, sans retour aux caractères de l'*Oe. Lamarckiana.* Elles restent fixes dès leur première apparition. Je puis donc les considérer comme des espèces nouvelles. Toutefois l'*Oe. scintillans* forme une exception à cette règle; certains individus ne se répètent que dans un tiers, d'autres dans deux tiers ou un peu plus de leur progéniture. L'*Oe. lata* est purement femelle et ne se reproduit que par le croisement avec l'espèce mère ou avec d'autres formes; son degré de fixité ne saurait donc être déterminé.

3° Les formes nouvelles se distinguent presque dans tous leurs caractères de l'espèce mère et correspondent par là aux petites espèces des fleuristes, et non aux variétés des plantes cultivées. Seule l'*Oe. nanella* peut être regardée comme une variété naine.

4° Les espèces nouvelles se montrent ordinairement dans un nombre assez grand d'individus, soit dans une même génération, soit dans une série de générations. On peut évaluer leur nombre à environ 1 à 3 pour 100. Cette observation me paraît confirmer les idées émises par M. W.-B. Scott sur la mutation, déduites par lui de la continuité des séries paléontologiques.

5° Les caractères des espèces nouvelles ne présentent aucune relation évidente avec ceux des variations ordinaires de l'espèce mère. La mutabilité semble être indépendante de la variabilité.

Les nouveaux caractères apparaissent sans direction aucune, comme le veut le grand principe darwinien de l'évolution. Ils comprennent tous les organes et les font changer dans tous les sens; ils sont tantôt nuisibles, tantôt indifférents, tantôt probablement avantageux pour leurs porteurs. La plupart des formes décrites sont plus faibles ou plus fragiles que l'*Oe. Lamarckiana*; seule l'*Oe. gigas* paraît être, en tous points, plus robuste. Beaucoup de formes sont stériles; elles n'ont pas été mentionnées dans notre Tableau.

(1er octobre 1900.)

(Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, T. CXXXI, 1900, p. 561.)

OTHONNA CRASSIFOLIA.

Met Pl. I.

(*Avec un résumé en langue française.*)

De onderzoekingen van Gaston Bonnier over de adaptie van planten aan het klimaat der Alpen hebben een geheel nieuw veld voor de physiologie geopend[1]). Zijne methode van proefneming met door scheuren vermenigvuldigde individuen sluit alle onzekerheid omtrent individueele verschillen uit en leert ons dus den invloed van het klimaat rechtstreeks kennen.

Zijne analyse dezer verschijnselen ten opzichte van licht, vochtigheid en temperatuur, zijne vergelijkende studiën over de planten van het hooge Noorden en over den groei bij onafgebroken electrische verlichting maken dit onderzoek tot een der meest voortreffelijke, die ooit op dit gebied verschenen zijn.

Uit het geheel van de waarnemingen en proeven van Bonnier blijkt een zeer merkwaardige en zeer nauwe betrekking tusschen adaptie en variabiliteit. Ja het is zeer moeilijk, beide beginselen te scheiden en te zeggen, wat men als variabiliteit en wat als adaptie zou willen beschouwen. Integendeel, men kan veilig stellen, dat in al deze gevallen de variabiliteit een middel van adaptie is en dat ten minste de omvang dier veranderlijkheid voornamelijk het zich gemakkelijk plooien naar de omgeving ten doel heeft.

Onder den invloed van Bonnier's werk heb ik getracht, dit verband tusschen variabiliteit en adaptie nader te bestudeeren. Ik heb daartoe een geval gekozen, waarin de invloed der omgeving op den bouw der plant niet minder in 't oog loopend is, dan in Bonnier's proeven, maar waarin tevens de invloed dier zelfde omgeving kan worden nagegaan op een verschijnsel, dat tot nu toe steeds uitsluitend uit het oogpunt van variabiliteit beschouwd en bestudeerd is.

Mijn onderzoek heeft betrekking op *Othonna crassifolia* Harv., een bekend hangplantje, afkomstig van de Kaap de Goede Hoop en aangrenzende landen. Daar ik niet in de gelegenheid was, de

---

1) G. Bonnier, Recherches sur l'anatomie expérimentale des végétaux, 1897.

plant op haar natuurlijke groeiplaatsen te bestudeeren, heb ik mij moeten beperken tot eene vergelijking van planten, die zomer en winter in een goed verlichte kas groeiden en zeer droog gehouden werden, met exemplaren, die des zomers in den tuin stonden. In deze twee gevallen gelijken de planten zoo weinig op elkaar, dat zij twee verschillende soorten schijnen te zijn.

Othonna crassifolia is een Composiet, nauw verwant aan de *Senecio's* en *Calendula's*; hare bloemhoofdjes hebben gemiddeld 13 straalbloemen, doch dit aantal varieert volgens de door Ludwig gevonden regels. Mijn onderzoek had nu ten doel de veranderlijkheid van dit cijfer te bestudeeren onder den invloed der beide geschilderde cultuur-methoden.

Aan het hoofdbeginsel van Bonnier, geen zaailingen onderling te vergelijken, maar uitsluitend te werken met exemplaren, die door scheuren uit één oorspronkelijk individu verkregen zijn, heb ik mij natuurlijk streng gehouden. Trouwens de plant geeft bij ons geen zaad.

Thans geef ik eerst een overzicht over Bonnier's studiën, om daarna mijne eigen proeven te beschrijven.

Bonnier's culturen vonden eenerzijds in de Alpen en op de Pyreneeën, op een hoogte van enkele honderden meters beneden de sneeuwgrens, en aan de andere zijde te Fontainebleau en te Parijs plaats. Te Fontainebleau in den tuin van zijn laboratorium, te Parijs in dien van de *Ecole normale supérieure*. Zij begonnen in 1884 en strekken zich uit over een tijdsverloop van meer dan 10 jaren. Van tijd tot tijd werden voorloopige berichten omtrent deze proeven in verschillende tijdschriften geplaatst, doch de uitvoerige beschrijving zoowel van de culturen zelven als van het experimenteele en het anatomische gedeelte van het onderzoek verscheen eerst onlangs, en wel in een drietal omvangrijke verhandelingen[1]).

De te vergelijken exemplaren werden steeds door scheuren uit een enkel individu verkregen; daarenboven werd met de eene helft steeds de noodige hoeveelheid grond vervoerd, om te zorgen, dat de bodem, waarop zij tierden, voor beide helften juist dezelfde was.

---

1) Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin. Ann. Sc. nat. 7e série Bot. Tome 20, p. 217—360, Pl. V—XIV.

Les plantes arctiques comparées aux mêmes espèces des Alpes et des Pyrenées. Revue générale de botanique T. VI, 1894, p. 505–529, Pl. 18–21.

Influence de la lumière électrique continue sur la forme et la structure des plantes. Revue générale de botanique T. VII, 1895, p. 241—296, Pl. 6—15.

Zoodra zich nieuwe takken en nieuwe bladeren begonnen te ontplooien, werd het verschil tusschen beide helften kenbaar, eenmaal, ingetreden bleef dit gedurende den geheelen duur der culturen, in sommige gevallen omstreeks 10 jaren, standvastig.

In het algemeen is de habitus op de Alpen zeer gedrongen en de anatomische bouw *dichter* dan in de vlakte. De bladeren zijn kleiner en dikker, hebben meer pallisade-weefsel, kleiner cellen, veel minder intercellulaire ruimten, een steviger opperhuid en steviger nerven, meer chlorophylkorrels in dezelfde ruimte. Daarenboven zijn deze korrels donkerder groen van kleur. Op gelijke vlakte of gewichtseenheden berekend bleek de koolzuur-ontleding sterker; in den korten zomer der Alpen moet al het voedsel voor den groei en voor den langen winter bereid worden. De geheele verandering in den anatomischen bouw heeft klaarblijkelijk in hoofdzaak dit doel.

De onderaardsche en op den grond kruipende deelen der planten zijn op de Alpen zeer sterk ontwikkeld, in tegenstelling met de deelen, die zich vrij in de lucht uitbreiden en die steeds kort en gedrongen van bouw zijn.

Daar in Bonnier's proeven zoowel de samenstelling als de vochtigheid van den grond voor de beide helften van elke plant steeds gelijk gehouden werden, moeten de waargenomen verschillen aan andere factoren worden toegeschreven. Deze zijn het meerdere licht, de droogere lucht en de lagere temperatuur in het gebergte. De proeven leerden, dat de beide eerste in gelijken zin werken en te zamen het waargenomen resultaat kunnen geven, doch dat de temperatuur slechts van ondergeschikten invloed is. In de cultuurtuinen in het gebergte werden van een aantal proefplanten bepaalde gedeelten door kleine afdakjes beschaduwd; zulke gedeelten ontwikkelden de zoo even beschreven kenmerken òf niet, òf slechts op zeer onvolkomene wijze. Doch de invloed der schaduw is op de Alpen kleiner dan in de vlakte.

Eene vergelijking der in het hooge Noorden groeiende planten met hunne soortsgenooten op het gebergte leidde tot zeer merkwaardige gevolgtrekkingen. Iedereen weet, dat de Flora's op beide zoo ver uiteenliggende plaatsen in het algemeen hetzelfde uiterlijk vertoonen: kleine gedrongen planten, met groote rijk vertakte wortelstokken, zeer zelden eenjarig, en met fraaie, donker gekleurde bloemen. Doch deze overeenkomst bleek niet gepaard te gaan met een gelijken anatomischen bouw. Integendeel.

De arctische planten zijn *weeker* van bouw, minder houtig, met minder vaten en vezels en deze met dunner wanden; de bladeren

zijn dikker, maar minder gedifferentieerd, met minder pallisade-weefsel en veel meer intercellulaire ruimten, met zwakkere opperhuid en dunner cuticula. In alle weefsels meer ronde en dus minder aaneensluitende cellen. De adaptie aan het zeer vochtige zee-klimaat is hier overal duidelijk uitgesproken. Met de groote vochtigheid werkt echter het eigenaardige, gedurende het belangrijkste deel der groeiperiode continue licht der poolstreken te zamen.

En dat dit licht in dezelfde richting werkt, heeft Bonnier door zijne culturen in onafgebroken electrisch licht bewezen. Het laboratorium hiervan werd in de *Halles centrales* te Parijs, in verbinding met de electrische installatie dezer overdekte marktplaats, opgericht en is, naar het schijnt, slechts zoolang in stand gehouden als voor deze, uit den aard der zaak kostbare proeven noodig was.

Allereerst werd bewezen, dat het electrisch licht, bij voldoende sterkte en afgewisseld met nachtelijke duisternis, geheel op dezelfde wijze werkt als het daglicht. Daaruit mocht dan worden afgeleid, dat de proeven met onafgebroken electrische verlichting tot verklaring der in het hooge Noorden waargenomen verschijnselen mochten worden gebruikt. Den invloed, dien dit licht op de planten heeft, noemt Bonnier met een korten en duidelijken term: *étiolement vert*: de anatomische bouw is dezelfde als die van planten, die in constante duisternis groeiden, doch de kleur is groen, veelal zelfs donkerder groen dan die van aan het daglicht gegroeide exemplaren.

In het onafgebroken electrische licht is de bouw van stengel en bladeren vereenvoudigd. Er is minder pallisade-weefsel; de cellen zijn ronder en losser, met meer en grootere intercellulaire ruimten; het weefsel is saprijker, minder houtig, en met dunner opperhuid. Doch de chlorophylkorrels zijn talrijk en donker groen, en komen ook in weefsels voor, die onder gewone omstandigheden kleurloos zijn, zoo bv. in sommige lagen van schors en merg.

Een rechtstreeksche proef nam Bonnier nog met Alpenplanten, door ze in de *Halles centrales* onder onafgebroken electrische verlichting te kweeken. Zij namen hier, in hun nieuw aangelegde deelen, den weekeren bouw der arctische planten aan.

De flora van de Kaap wordt in het algemeen gekenmerkt door een adaptie der planten aan betrekkelijk groote droogte; de bouw van een aantal Kaapsche planten in onze kassen wijst dit ten overvloede duidelijk aan. In het bijzonder wordt voor *Othonna crassifolia* een cultuur op een goed verlichte plaats en in poreuzen zandigen, voornamelijk uit minerale bestanddeelen gevormden grond aanbe-

volen[1]). De lucht behoort droog te zijn, zelfs kamerlucht verdraagt de plant uitstekend. De behandeling als hangplant wijst eveneens op grootere droogte. Bij gebreke van een goede kennis van de natuurlijke groeiplaatsen heb ik dus deze wijze van behandeling als uitgangspunt gekozen.

Vooraf echter enkele woorden over het geslacht *Othonna*. De naamsafleiding schijnt onzeker. Door sommigen wordt zij in verband gebracht met den franschen familienaam *Othon*, doch ik heb niet kunnen vinden, of ooit een botanicus of begunstiger onzer wetenschap van dien naam geleefd heeft. Door anderen wordt de naam afgeleid van het grieksche woord ὀθόννη, dat sluier beteekent. Ik heb evenmin eenig verband tusschen dit woord en eenige waarneembare eigenschap onzer *Othonna's* kunnen vinden.

De meeste soorten van *Othonna*, en van de daartoe behoorende ondergeslachten *Othonnopsis*, *Euryops* en andere, groeien in Zuid-Afrika, met name in de Kaap-kolonie en Natal, en worden dus bij ons des zomers buiten en des winters in kassen gekweekt. Alleen *Othonna cheirifolia*, tot het ondergeslacht *Othonnopsis* behoorende, leeft in Noord-Afrika, en met name in Algiers, waar zij op de hooge vlakten van het oostelijk gedeelte zoo algemeen is, dat L. Trahut naar haar een der door hem onderscheiden zonen van de flora van Algiers benoemt. In de botanische tuinen van Parijs, Cambridge en elders zag ik haar als vaste plant in de open lucht gekweekt. Zij is uit stek zeer moeilijk, uit zaad gemakkelijk te vermenigvuldigen en vormt een klein rijkvertakt heestertje met sierlijke, grijsgroene, langwerpig spatelvormige bladeren[2]).

Behalve *O. crassifolia* en *O. cheirifolia* worden in den Hortus te Amsterdam nog gekweekt *O. Athanasiae* (= *O. abrotanifolia*) en *O. carnosa*.

De eerste[3]) behoort tot het ondergeslacht *Euryops* en is een weinig vertakt heestertje met groote fijnslippige gevinde bladeren, dat in Januari-Maart in de kassen met groote gele bloemen bloeit en zijn aantrekkelijkheid juist aan dit bloeien in een aan bloemen overigens zoo arm jaargetijde te danken heeft. *O. carnosa* ontving onze tuin onlangs door de vriendelijke welwillendheid van den Heer Erwin Lynch te *Cambridge*; zij gelijkt zeer veel op *O. crassifolia*, doch heeft langere en iets dunnere, doch eveneens vleezige en cilindrische bladeren. Omtrent hare cultuur heb ik nog geen ervaring.

---

1) Vilmorin's Blumengärtnerei, p. 527, met afbeelding.
2) Botanical Register, Vol. IV, Pl. 266.
3) Botanical Register, Vol. II, Pl. 108.

Het geslacht *Othonna* heeft, evenals sommige verwanten, tweeërlei vorm van vruchten (*heterocarpie*, zooals bv. bij *Thrincia hirta*), doch ik vond hieromtrent geen nadere gegevens, en bij ons hebben de planten nog geen vruchten voortgebracht. Van *Othonna carnosa* komt bij Durban in Natal een var: *discoidea* voor[1]), evenals bij ons van *Matricaria Chamomilla*, *Bidens tripartita* en andere Composieten.

Othonna crassifolia Harv.[2]) trok het eerst mijne aandacht om hare vleezige bladeren bij een bezoek te Parijs in September 1895. Ik had daarvan oorspronkelijk slechts een klein zwak plantje, dat in de plantenkas van mijn laboratorium met moeite den winter over in leven gehouden werd. De plant gelijkt, door hare rolronde, in punten uitloopende bladeren zoo zeer op een groote soort van *Sedum*, dat men haar op het eerste gezicht voor een Crassulacee zoude houden. Doch de kleine, op lange steeltjes gezeten gele bloemhoofdjes doen haar spoedig als Composiet herkennen. Zij herinnert in haar bouw aan sommige soorten van *Kleinia*. Aanvankelijk kweekte ik haar om deze overeenkomst met de Crassulaceeën, en eerst toen ik de boven aangehaalde werken van Bonnier had leeren kennen, ben ik tot een cultuur op grooter schaal overgegaan.

Mijne cultuur omvat thans omstreeks 100 potten met meest zeer rijk vertakte exemplaren; die in den tuin groeien ver over den rand der potten heen, die in de kas vormen een dicht weefsel van hangende stengels, dat somwijlen een halven meter lengte bereikt. Al deze planten zijn door scheuren uit één enkel individu verkregen en voldoen dus in dit opzicht aan het door Bonnier als grondslag voor zijne proeven aangenomen beginsel.

In den zomer van 1896 had ik nog slechts enkele exemplaren, die van tijd tot tijd door scheuren werden vermenigvuldigd. In Juli 1897 had ik er omstreeks 25, zoodat ik in September van dat jaar, bij het brengen der planten in de kas, mijne proef kon beginnen. Ik nam toen zes krachtige exemplaren, die in kleine bloempotjes (van 10 cM. diam.) stonden en plantte deze in grootere potten (15 cM. diam.) met zandigen, poreuzen, goed bemesten grond; vooraf was voor drie hunner de aanhangende aarde ten deele, voor de drie anderen zoo goed mogelijk afgeschud. Doch van dit verschil in behandeling zijn later geen gevolgen bemerkbaar geworden. Deze zes planten zijn van September 1897 tot nu toe (Oct. 99) onafgebroken in de kas van mijn laboratorium gehouden, waar zij dicht onder het glas

1) Hooker, Icones plantarum, Pl. 1713.

2) Onder den zelfden naam zijn door andere schrijvers andere soorten behandeld.

een zeer zonnigen stand hadden. Zij werden niet ingegraven, maar stonden op een steenen onderlaag en werden ook overigens steeds zoo droog mogelijk gehouden. Van hen zijn in den loop van 1898 eenige stekken genomen, die, op geheel dezelfde wijze behandeld, in hoofdzaak thans denzelfden bouw vertoonen, hoewel niet in zoo volkomen graad. Ook in 1899 werden stekken genomen; deze zijn echter nog te jong en dus van de proef uitgesloten.

Naast deze kas-cultuur heb ik, en wel op grootere schaal, *Othonna's* in den tuin gekweekt, ze alleen 's winters in de kas brengend. Hier kweekte ik ze in gewonen tuingrond, uit bladaarde met weinig zand bestaande, en even als de kasplanten met mest, zooveel mogelijk in gelijke hoeveelheid aangeboden. Ik hield de planten steeds in potten, doch zij groeiden spoedig over den rand en wortelden buiten de potten, den grond tusschen deze weldra geheel bedekkende. Herhaalde malen werden zulke gedeelten opgenomen en in nieuwe potten geplaatst. In het najaar opgenomen en in de kas gebracht, gingen deze planten telkens sterk achteruit, vooral als de lucht of de grond te vochtig waren, in den zomer ontwikkelden zij zich weer krachtig en snel.

In uiterlijk verschillen de onafgebroken kas-culturen van de volle grondculturen ten eenen male, bijna in dezelfde mate en op de zelfde wijze als de alpenplanten van die der vlakte. Ik wil trachten dit verschil in korte woorden te schetsen, zooals het zich na een cultuur van twee jaren, dus in dezen herfst (Sept.-Oct. 1899) voordoet. (Plaat I, fig. 1–4 en fig. 5–7).

De kasplanten zijn zeer licht groen, bijna bleek, de toppen hunner bladeren rood, en deze roode kleur strekt zich, in stippen en vlekken, meer of minder over het geheele blad uit. Het meeste rood heeft, na den top, de basis van het blad; hier en daar ziet men groepjes bladeren, die over hun geheele oppervlakte rood van kleur zijn.

De bladeren der volle grondsplanten zijn donker groen, zonder roode tinten of vlekken.

De stengels der kasplanten zijn dun, hard doch buigzaam, houtig, en roodachtig van kleur; die der volle grondsplanten zijn dikker, saprijker, minder stevig van bouw, broozer en lichtgroen. De kasplanten hebben lange, weinig vertakte stengels, terwijl de tuinplanten juist zeer sterk vertakt zijn.

De kasplanten hebben eene neiging, om hunne bladeren in rosetjes te groepeeren, door het voortbrengen van zeer korte internodiën tusschen deze bladeren. Deze rosetjes bestaan meest uit 10–12 of meer bladeren, soms ook uit minder; zij zitten dicht tegen elkander

aan en geven door hun cilindrische, peervormige of soms bijna bolvormige gedaante aan het geheel een eigenaardig voorkomen. Boven deze rosetten groeit dan de stengel verder met langere internodiën en verspreide bladeren, om op eenigen afstand wederom een roset te maken. Op mijne zes potten is de bodem thans, dus na 2 jaren kas-cultuur, geheel met zulke rosetten bedekt, terwijl de afhangende stengels ze eveneens in groot aantal voortbrengen.

Zulke rosetten ontbreken op de volle grondsplanten. Wel kan men hier en daar de bladeren wat dichter bijeen geplaatst vinden dan elders aan den stengel, maar tot rosetten van zoo typischen bouw als aan de kas-culturen brengen zij het niet. De planten bedekken den bodem met een gelijkmatig dicht groen loof.

De bladeren der kasplanten zijn slechts ongeveer half zoo groot als die der vollegrondsplanten. Zij hebben een gemiddelde lengte van 12 mM. op mijne planten. Van een honderdtal voor de hand afgeplukte, niet uitgezochte volwassen bladeren werd in October 1899 de lengte gemeten. Zie Tabel I. Zij wisselde tusschen 7 en 18 mM. Enkele iets grootere en enkele iets kleinere bladeren werden hier en daar aan de planten gezien.

Op denzelfden dag werden omstreeks 300 volwassen bladeren van één plant van de vollegronds-cultuur gemeten; de plant werd als een gemiddelde uitgekozen, de bladeren echter voor de hand genomen en niet uitgezocht. Zie Tabel II. Het gemiddelde was hier 21 mM.; de lengte wisselde tusschen 11 en 41 mM.

De uitgevoerde metingen zijn voldoende, om het zeer in het oog loopend verschil in grootte tusschen de bladeren der beide culturen in cijfers uit te drukken, doch te weinig talrijk, om een zuivere variabiliteits-curve te geven. Ik heb daarom in beide tabellen het aantal groepen tot op de helft verminderd, door telkens twee op elkaar volgende cijfers te samen te tellen. Daardoor vallen de kleine afwijkingen van de verwachte curve grootendeels weg, en treedt de overeenkomst der variabiliteitscurve met de waarschijnlijkheidscurve meer op den voorgrond.

De dikte der bladeren is bij de kas-culturen ongeveer dezelfde als bij de vollegronds-culturen. Van elk werd voor een honderdtal bladeren, waarvan ook de lengte gemeten was, de dikte bepaald. Zij bedroeg buiten 3–7 mM., gemiddeld 4,6, en in de kas 3–6 mM., gemiddeld 4,5. Het verschil is dus ternauwernood als zeker te beschouwen. Voor elk blad werden lengte en dikte afzonderlijk opgeschreven, zonder dat daarbij echter een bepaald verband bleek te bestaan. Bij dubbele lengte en gelijke doorsnede der cilindrische

bladeren kan men het volumen eveneens op ongeveer het dubbele stellen. Voegt men daarbij de intensief groene kleur der openluchtplanten tegenover de bleeke tint der kasplanten, zoo mag men veilig besluiten, dat de productie van organisch voedsel bij de eerste veel aanzienlijker was dan bij de laatste. Dit bleek dan ook steeds ten duidelijkste uit hun veel snelleren groei, d. i. de veel grootere hoeveelheid stengels en bladeren, die zij in één zomer voortbrachten.

Het zou van veel belang zijn te weten, hoe *Othonna crassifolia* op hare natuurlijke groeiplaatsen in Zuid-Afrika zich voordoet. Is zij daar nu eens droog en gedrongen en bleek van uiterlijk, en dan weer vochtig, met een rijk loof van lange, donkergroene bladeren?

Ik vermoed, dat de afhankelijkheid van den bouw onzer plant van de droogte eene adaptie is, geheel overeenkomende met de adaptie der alpenplanten aan het goed verlichte droge klimaat en met die der arctische planten aan de gelijkmatige verlichting in een vochtig klimaat, zooals de onderzoekingen van Bonnier ons die hebben doen kennen. Ik stelde er echter prijs op te weten, of de meer gewone verschijnselen van variabiliteit bij *Othonna* eenig verband met deze adaptieverschijnselen zouden vertoonen.

Ik koos daartoe de wisseling in het aantal lintbloemen op de hoofdjes. In de laatste dagen van Augustus 1899, op verschillende datums in September en in het begin van October werden telkens alle bloeiende hoofdjes der beide culturen afgeplukt en geteld en dit werd zoo dikwijls herhaald, dat ten slotte voor elke groep meer dan 300 hoofdjes onderzocht waren. Van de kleinere cultuur in de kas moest daartoe op 16 dagen, van die in den tuin op 5 dagen eene telling uitgevoerd worden.

In de tabellen III en IV zijn deze tellingen gegeven, en wel voor elken dag afzonderlijk, om aan te toonen, dat het resultaat van alle dagen zoo goed als juist hetzelfde was. De voorhanden verschillen moeten als toevallige worden beschouwd.

De uitkomst was dat het aantal lintbloemen per hoofdje bedroeg:

	Med.	Min. Max.
In de kas	12	9 — 14
In den tuin	13	9 — 16

Dit verschil, hoe klein ook, is, wegens het groot aantal getelde bloemhoofdjes toch van groote beteekenis. De volle gronds-culturen met hun rijk, donkergroen loof hebben meer lintbloemen per hoofdje dan de kas-culturen met hun korte, bleeke en gedrongen bladeren. Het is duidelijk, dat een krachtige voeding het aantal lintbloemen vermeerdert, terwijl een zwakke voeding dit vermindert.

Op de vraag, of 12 dan wel 13 het normale cijfer voor onze plant is, kan slechts door een onderzoek op de natuurlijke groeiplaatsen een antwoord gegeven worden. Zoolang dit niet geschied is, moeten wij ons tevreden stellen met den algemeenen regel. En volgens de wet van Ludwig zijn bij Composieten de gemiddelde aantallen der lintbloemen cijfers uit de bekende reeks 2, 3, 5, 8, 13, 21, enz. Passen wij dit op ons geval toe, dan zou het cijfer 13 het normale zijn, en de vollegrondscultuur dus normale bloemen voortbrengen, terwijl door de kas-cultuur dit cijfer beneden het normale zou worden gebracht.

Onafhankelijk van deze beschouwing leert ons het waargenomen feit echter, *dat ook de variabiliteit van het aantal lintbloemen door uitwendige omstandigheden beheerscht wordt.* Gunstige omstandigheden vermeerderen dit aantal, ongunstige verminderen het. Op krachtig groeiende culturen neemt het aantal bloemen met 13–16 lintbloemen toe, op armelijke culturen daarentegen dat met 9–12 lintbloemen.

En hieruit volgt, dat ook elders bij Composieten en in overeenkomstige gevallen (bv. stralen der Umbelliferen) de min of meer gunstige voeding ten minste één der factoren is, die het aantal stralen enz. in elk afzonderlijk geval bepalen. Het is hier juist als met de polycephalie van *Papaver somniferum*[1]), waar ook het aantal kransvruchten rechtstreeks van de voeding afhangt, en met de gevallen van fasciatie en torsie, welke monstrositeiten in de monstreuze rassen steeds des te fraaier ontwikkeld zijn, naarmate de onderzochte individuën onder gunstiger omstandigheden zijn opgegroeid[2]).

De invloed der voeding op de variabiliteit kan dus als een zeer algemeene worden beschouwd[3]).

---

1) Alimentation et sélection, *Opera VI*, p. 174.

2) Sur la culture des fasciations des espèces annuelles et bisannuelles, *Opera VI*, p. 106. Ueber die Abhängigkeit der Fasciation von Alter, *Opera VI*, p. 135. On Biastrepsis in its relation to cultivation, *Opera VI*, p. 153.

3) Eerst na het voltooien van bovenstaand opstel (Oct. 99) ontving ik de verhandeling van Prof. J. Mac Leod «Over de veranderlijkheid van het aantal randbloemen en het aantal schijfbloemen bij de korenbloem (Centaurea Cyanus)», overgedrukt uit de «Handelingen van het derde Vlaamsch Natuur- en Geneeskundig Congres» gehouden te Antwerpen op 24 September 1899. In dit hoogst belangrijk onderzoek wordt voor de korenbloem de afhankelijkheid van het aantal bloemen per hoofdje van de voedingsvoorwaarden aangetoond. Dit resultaat is geheel overeenkomstig met het boven behandelde, met dit onderscheid, dat bij de korenbloem de indivi-

Verklaring der Plaat.

Fig. 1-4. *Othonna crassifolia*, na cultuur gedurende 2 jaren in een kas, in potten met zeer drogen grond. De bladeren zijn bleekgroen, de stengels maken hier en daar dichtgedrongen rosetjes. Aantal der bloemstralen gemiddeld 12.

Fig. 5-7. *Othonna crassifolia*. Tuincultuur van stekken van hetzelfde individu als fig. 1-4. Bladeren gemiddeld dubbel zoolang, donkergroen, stengels rijkvertakt, geheel of nagenoeg geheel zonder rosetjes van bladeren. Aantal der bloemstralen gemiddeld 13.

Tabel I.

Lengte van 100 bladeren der in de kas gekweekte planten in millimeters.
(Longueur en millimètres de 100 feuilles des exemplaires de la serre).
3 October 1899.

Millimeters	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Bladeren	2	5	11	16	8	14	14	7	10	5	7	1
,,	2	16		24		28		17		12		1

Tabel II.

Lengte van 301 bladeren van de vollegronds-culturen in millimeters.
(Longueur en millimètres de 301 feuilles de la culture en plein air).
3 October 1899.

Millimeters	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
Bladeren	1	2	3	12	16	9	21	26	19	35	22	25	11	11	18	15	2
,,	1	5		28		30		45		57		36		29		17	

Millimeters	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41
Bladeren	8	9	5	6	7	5	3	0	1	2	4	2	0	1
,,	17		11		12		3		3		6		1	

Tabel III.

Aantal lintbloemen van elk bloemhoofdje der in de kas gekweekte exemplaren.
(Nombres des demi-fleurons des capitules des plantes cultivées en serre).
Augustus-October 1899.

Demi-fleurons	9	10	11	12	13	14	15	16	Total	Moyenne
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30 Augustus	0	2	4	6	2	1	0	0	15	12
5 September	0	1	1	5	0	1	0	0	8	12
6 ,,	0	3	8	3	1	2	0	0	17	11
7 ,,	1	1	2	3	10	0	0	0	17	13
9 ,,	0	1	1	4	2	1	0	0	9	12
13 ,,	0	3	6	6	11	2	0	0	28	12
15 ,,	0	0	1	3	1	0	0	0	5	12
16 ,,	1	0	0	5	1	1	0	0	8	12
18 ,,	1	1	7	4	2	0	0	0	15	11
20 ,,	0	1	3	3	7	0	0	0	14	12–13
23 ,,	0	1	6	6	5	0	0	0	18	12
28 ,,	1	3	4	16	7	2	0	0	33	12
5 October	1	2	19	13	4	2	0	0	41	12
6 ,,	2	1	3	14	7	1	0	0	28	12
10 ,,	2	6	8	10	8	0	0	0	34	11–12
14 ,,	0	4	9	8	6	0	0	0	37	12
Som:	9	30	82	109	74	13	0	0	317	12

---

dueele en bij de *Othonna* de partieele variabiliteit bestudeerd werd. Beide uitkomsten bevestigen elkander dus. — Zie ook het opstel van denzelfden schrijver over hetzelfde onderwerp in het Botanisch Jaarboek Dodonaea.

Tabel IV.

Aantal lintbloemen van elk bloemhoofdje der in den vollen grond gekweekte planten.
(Nombres des demi-fleurons des capitules des plantes cultivées en plein air).
Augustus-October 1899.

Demi-fleurons	9	10	11	12	13	14	15	16	Total	Moyenne
30 Augustus	2	2	11	33	66	51	11	1	177	13
18 September	0	1	4	3	25	19	1	0	53	13
20 „	0	2	7	20	29	11	0	0	69	13
23 „	0	0	2	9	22	19	2	0	54	13
5 October	0	0	1	7	14	5	2	0	29	13
Som:	2	5	25	72	156	105	16	1	382	13

RÉSUMÉ DU TRAVAIL PRÉCÉDENT.

L'Othon *(Othonna crassifolia).*

Pendant un séjour à Paris en septembre 1895 mon attention a été attirée par l'Othon, type joli et modeste, mais de qualités bien rares. Je l'ai soigné et cultivé depuis, en étudiant principalement la variabilité de ses feuilles et de tout son port d'un côté, et de l'autre côté la variation dans le nombre des fleurs ligulées de ses capitules.

Je n'en trouvai qu'une seule plante, petite et chétive, que j'ai multipliée par la division, sans jamais pouvoir en receuillir de graines. Ma culture comprend maintenant (oct. 1899) une centaine d'exemplaires à tiges nombreuses, longues et très ramifiées, tous provenant du même pied original.

A la fin de la seconde année, en septembre 1897, je divisai ma culture en deux séries. L'une fut plantée en six pots, dans une terre riche en sable, bien aérée et bien fumée; ces pots restèrent toute l'année dans une serre à un lieu bien ensoleillé et furent tenus tout le temps aussi sec que possible. L'autre série fut plantée dans une bonne terre, formée de la même manière, et cultivée pendant l'été dans le jardin, au grand soleil, sur un sol humide; pour l'hiver les plantes furent rentrées dans une serre. La culture des deux séries a été continuée de la même manière jusqu'à présent (oct. 1899); de temps en temps je pris des boutures, qui furent traitées comme les autres exemplaires de leur série.

Nous devons à M. Gaston Bonnier une étude aussi magnifique que difficile sur l'influence du climat alpin sur le développement et la structure anatomique d'un grand nombre de plantes. C'est cette étude qui m'a inspiré dans ces recherches. Il s'agissait de répéter les expériences de M. Bonnier dans des circonstances aisément réalisables, mais donnant le même résultat bien que dans un moindre degré.

Le principe de M. Bonnier a été de ne pas comparer différents individus d'une même espèce, mais de diviser un seul individu, d'en

planter la moitié dans la plaine et l'autre dans les alpes. De cette sorte toute variabilité individuelle était excluse du résultat, lequel représentait donc directement l'influence des deux climats.

Comme je viens de l'indiquer j'ai adopté et suivi rigoureusement ce principe, mais j'ai étudié, au lieu du climat alpin, l'influence d'une culture très sèche en serre.

J'ai donné dans le texte hollandais (p. 281–284) un résumé des méthodes adoptées par M. Bonnier et les résultats obtenus par lui, et je renvoie le lecteur à cet exposé. Il y verra que les moitiés de plantes transportées dans les alpes ou dans la plaine y prennent bientôt tout l'aspect et la structure, qui sont normaux pour leur nouvel habitat. Ce changement est donc du à l'influence directe des facteurs en question, et les expériences minutieuses et nombreuses nous font connaître l'ensoleillement et l'humidité comme les deux causes en action. Le clair soleil et l'air sec des alpes donnent aux plantes leur structure dense, toute dirigée à une activité maximale de l'appareil chlorophyllien. L'éclairage continu et la grande humidité de la zone arctique rendent les plantes molles et aqueuses, tout en leur conservant le même port général que sur les alpes.

Dans ma culture de l'Othon la différence entre la série sèche et celle à l'air libre a été aussi marquée. Après deux années de culture sèche mes plantes ont de longues tiges minces et ligneuses, et peu ramifiées. Elles forment une sorte de voile dépendant tout autour du pot, et atteignant une longueur de 30–50 cm. Les feuilles sont petites (en moyenne 12 mm.) cylindriques, mais arrondies ou atténuées à l'extrimité, trois fois moins larges que longues. Elles sont d'un vert très pâle et marquées à leurs extrémités de ponctuations ou de stries rouges, parfois même rougeâtres sur toute leur surface. Sur les tiges, les feuilles sont souvent groupées en petites rosettes de 10 à 20 feuilles chacune; au centre de la rosette la tige s'allonge et forme des entrenœuds d'un centimètre de longueur ou environ. Ces petites rosettes rappellent le port de beaucoup de plantes alpines.

Dans le jardin les Othons sont richement ramifiés à grandes feuilles cylindriques d'un vert très intense. Ils couvrent maintenant plusieurs mètres carrés de surface. Ils croissent donc rapidement, en produisant dans ce but de grandes quantités de nourriture organique. Les feuilles atteignent en moyenne 21 mm., les plus grandes ont souvent le double de cette longueur. Elles sont cylindriques, arrondies aux extrémités, et de la même largeur que celles de la serre. Elles ne forment point de rosettes; seulement de temps

en temps quelques entrenœuds sont plus petits que les autres. Le port est tout à fait celui d'une crassulacée, p. e. du genre *Sedum*.

On trouve la mesure exacte de deux groupes de feuilles adultes prises sans choix sur les deux cultures dans les tables I et II à la fin du texte hollandais (p. 291).

On trouve dans les deux autres tables, III et IV, p. 291 et 292, les nombres de fleurs ligulées des capitules des plantes sèches et des plantes du jardin. On y verra que ce nombre varie et montre une différence très marquée, quoique petite, entre les deux groupes. Les plantes de serre ont en moyenne 12 demi-fleurons par capitule; le nombre varie entre 9 et 14. Les plantes du jardin donnent une moyenne de 13, les extrèmes sont 9 et 16. La culture à exposition libre donne donc beaucoup plus de capitules à 13–16 fleurs ligulées, tandis que la sécheresse augmente considérablement le nombre de celles qui n'en portent que 9–12.

Le chiffre 13 est un de ceux qui forment ordinairement, d'après la loi de Ludwig, le sommet des courbes de demi-fleurons dans les composées. La culture du jardin à grandes feuilles riches en chlorophylle produisant des quantités considérables de nourriture organique semble donc nécessaire pour produire un nombre normal de demi-fleurons. De l'autre côté la séchéresse, en diminuant le nombre et la grandeur des feuilles et en les rendant pauvres en chlorophylle, rend les capitules plus petites et plus chétives et fait descendre le nombre des fleurs ligulées au-dessous de la normale.

Il y a donc une influence évidente de l'alimentation sur la variabilité du nombre des demi-fleurons; une bonne alimentation augmente ce nombre, comme elle augmente celui des carpelles secondaires du Pavot et comme elle augmente la largeur des fascies et le développement de toute une série de déviations[1]).

Ici, comme ailleurs, l'alimentation est la cause principale de la variabilité, soit que celle-ci soit partielle, comme dans les expériences de M. Bonnier et la mienne, soit qu'elle soit inviduelle comme dans les semis ordinaires.

Explication de la Planche.

Fig. 1-4. *Othonna crassifolia*, cultivée pendant deux années en serre, en godets, et tenue bien sèche. Les feuilles sont d'un vert-pale, les tiges produisent de petites rosettes de feuilles. Nombre moyen des fleurs ligulées par capitule 12.

Fig. 5-7. *Othonna crassifolia*, cultivée des rejets de la première culture (Fig. 1-4). Feuilles ordinairement deux fois plus longues, d'un vert intense; tiges richement ramifiées, mais sans ou presque sans rosettes de feuilles. Nombre moyen des fleurs ligulées par capitule 13.

---

1) Voir la littérature citée à la page 290.

(Botanisch Jaarboek, uitgegeven door het Kruidkundig Genootschap Dodonaea, te Gent, Twaalfde Jaargang, 1900, blz. 20.)

OTHONNA CRASSIFOLIA.





UEBER ERBUNGLEICHE KREUZUNGEN.

(Vorläufige Mittheilung.)

In einem in diesem Bande aufgenommenen Aufsatz über das *Spaltungsgesetz der Bastarde*[1]) habe ich gezeigt, dass dieses Gesetz, welches Mendel aus seinen Untersuchungen über Erbsen abgeleitet hatte, im Pflanzenreich eine sehr allgemeine Anwendung findet und für die Theorie der Bastardirungen von principieller Bedeutung ist. Die seitdem veröffentlichten wichtigen und umfangreichen Untersuchungen von Correns, Tschermak, Webber u. A.[2]) haben theils die Richtigkeit von Mendel's Erfahrungen, theils die Berechtigung dieser Verallgemeinerung bestätigt.

Mendel hatte für seine Erbsenkreuzungen dargethan, dass ihre Ergebnisse sich in einfacher Weise aus gewissen Sätzen ableiten lassen. Erstens fand er, dass in der vegetativen Entwickelung der Bastardindividuen von jedem Merkmalspaar das eine Merkmal dominirend und das andere recessiv ist. Bei der Bildung der Geschlechtsorgane aber trennen sich die im Bastard vereinigten antagonistischen Eigenschaften derart, dass in Bezug auf jedes einzelne Paar die Eizellen und Pollenkörner keine Bastarde mehr sind. Diese Spaltung geschieht nach gleichen Theilen, indem 50 Proc. der sexuellen Zellen das eine und 50 Proc. das andere Merkmal jedes Paares erhalten. In Bezug auf diese Spaltung sind die beiden antagonistischen Eigenschaften *gleichwerthig*, unabhängig von der Frage, ob sie im vegetativen Leben dominirend oder recessiv sind.

Eine solche Gleichwerthigkeit ist aber keineswegs etwas Nothwendiges. Die Eigenschaften können, in anderen Fällen, bei der Spaltung auch ungleichwerthig sein. Sie werden dann entweder sich nicht trennen, oder bei ihrer Trennung anderen Regeln folgen. Einen solchen Fall sich nicht spaltender Bastarde hatte Mendel bei *Hieracium* gefunden; diese folgen auch in so fern anderen Regeln als die

---

1) *Opera VI*, S. 208. Vergl. auch *Sur la loi de disjonction des hybrides. Opera VI*, S. 205.

2) Vergl. die Zusammenstellung der Litteratur durch Correns in der Botan. Zeitung, 1. August 1900, Nr. 15, S. 229—238. Ferner C. Correns: Ueber Levkoyenbastarde, Botan. Centralbl., Bd. 84, 1900, und Herbert J. Webber, Xenia, or the immediate effect of pollen in Maize. U. S. A. Department of Agriculture, Bull. Nr. 22, 1900.

Erbsen, als die Bastarde der ersten Generation unter sich ungleich sind[1]). Die Prävalenzregel, wie Correns das Dominiren nennt, ist hier eine andere als dort. Mendel hatte aber nicht die Gelegenheit, seine Untersuchungen weiter auszudehnen, und so blieb es ihm unbekannt, ob eine von diesen beiden Typen — *Hieracium* oder Erbsen — für das Pflanzenreich eine allgemeinere Gültigkeit haben würde. Dementsprechend sind seine Ergebnisse bis vor Kurzem als Einzelfälle ohne principielle Bedeutung betrachtet worden und in Vergessenheit gerathen.

Viel später, im Jahre 1894, entdeckte Millardet in seiner bahnbrechenden Arbeit über die unechte Bastardirung eine Reihe neuer, nicht sich spaltender Bastarde[2]). Er gewann sie in den Gattungen *Fragaria*, *Rubus* u. s. w., und fand sie in der ersten Generation einförmig; sie glichen entweder dem Vater oder der Mutter. Er schlägt für die sich nicht spaltenden Hybriden den Namen unechte Bastarde vor; dementsprechend sind die dem Mendel'schen Spaltungsgesetz folgenden als echte Bastarde zu bezeichnen.

Neben diesen beiden Fällen besteht offenbar eine dritte Möglichkeit, nämlich, dass Bastarde sich nach anderen Regeln spalten. Solche Fälle habe ich auch thatsächlich aufgefunden; sie zeigten sich als den unechten Bastarden weit näher verwandt wie den echten und sind somit jenen anzureihen.

Im Folgenden werde ich deshalb die Kreuzungen, deren Producte sich bei der Bildung ihrer Geschlechtsorgane *gleichwerthig spalten* und welche also dem Mendel'schen Principe folgen, *erbgleich* oder *isogon* nennen und ihre Producte, d. h. die Bastarde selbst, als *echte Bastarde* bezeichnen.

Dagegen nenne ich die Kreuzungen, deren Producte sich in jener Lebensperiode *entweder nicht oder nach anderen Regeln spalten*, *erbungleiche* oder *anisogone* und die Bastarde, in Anschluss an Millardet, *unechte*.

Es liegt vorläufig kein Grund vor, anzunehmen, dass die erbungleichen Kreuzungen im Pflanzenreiche seltener sein würden als die erbgleichen[3]) und das sehr allgemeine Vorkommen der letzteren

---

1) G. Mendel, Ueber einige aus künstlicher Befruchtung gewonnene *Hieracium*-Bastarde. Verh. naturf. Ver. Brünn, Bd. VIII, Heft 1, 1869, S. 26—31 der Abhandlungen.

2) A. Millardet, Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation. Mém. Soc. Sc. phys. et nat., Bordeaux, T. IV, 4. Série, 1894, S. 1—28.

3) Anderer Meinung ist allerdings Correns, der die erwähnten *Hieracium*-Bastarde als *Ausnahme* von der Mendel'schen Regel betrachtet.

steht dem selbstverständlich nicht im Wege. Nach meinen bisherigen Erfahrungen sind die ersteren jedenfalls nicht weniger zahlreich als die letzteren. Ausser in der Gattung *Oenothera*, welche ich hier zu besprechen beabsichtige, fand ich mehrere im Pflanzenreich weit verbreitete Eigenschaften erbungleich, so z. B. Polycephalie, Tricotylie, Syncotylie u. s. w. Im Ganzen und Grossen glaube ich weit mehr erbungleiche als erbgleiche Kreuzungen ausgeführt zu haben, doch lässt sich das kaum abzählen.

In meinem anfangs erwähnten Aufsatz habe ich mich ausdrücklich auf die echten Bastarde beschränkt und von den „*Faux hybrides*" von Millardet einstweilen völlig abgesehen (S. 209, Note). Ich habe diese damals auf eine andere Mittheilung verschoben und beabsichtige jetzt vorläufig darüber zu berichten. Ich werde dabei aber nur meine Kreuzungen in der Gattung *Oenothera* anführen[1]).

Oenothera muricata ♀ × *biennis* ♂[2]) ist ein typischer unechter Bastard, der sich genau den von Millardet beschriebenen Beispielen anschliesst. Er trägt die Merkmale des Vaters mit Ausnahme der Fruchtbarkeit, welche stark abgenommen hat, während dementsprechend die vegetativen Theile üppiger entwickelt sind. Die Stengel und namentlich die Blüthenstände sind reicher beblättert. Diese Kreuzung habe ich 1895 ausgeführt. In der ersten Generation hatte ich fünfzig Bastarde, alle unter sich gleich. Ich sammelte die Samen auf zweijährigen Exemplaren (1897) und hatte seitdem noch drei einjährige Generationen von etwa demselben Umfange. Spaltungen traten nicht ein, der Bastardtypus blieb stets derselbe, der er sofort nach der Kreuzung war.

Ebenso verhalten sich andere Kreuzungen in der Untergattung *Onagra* zwischen den älteren Arten. Im Jahre 1894 habe ich *Oenothera Lamarckiana* ♀ mit *O. biennis* ♂ gekreuzt. Der Bastardtypus war einförmig und erhielt sich, ohne Spaltung, bei den Aussaaten. Aehnlich verhält sich *O. Lamarckiana* × *O. muricata* u. s. w.

Gleichförmigkeit der ersten Generation ist für die Mendel'schen Bastarde Regel, abgesehen von secundären Merkmalen, welche durch

---

1) Für die Beschreibung der im Folgenden genannten neuen Arten dieser Gattung verweise ich auf den ersten Band meiner *Mutationstheorie* (Leipzig, Veit & Comp.), für die ausführliche Beschreibung meiner Bastardirungsversuche aber auf den zweiten Band desselben Werkes.

2) Vergl. Focke, die Pflanzenmischlinge, S. 163.

die ungewöhnliche Ernährung der Samen u. s. w. bedingt sind. Für die unechten Bastarde ist sie aber keineswegs erforderlich, wie bereits Mendel's oben citirte *Hieracium*-Kreuzungen lehrten. Ein sehr schönes Material, um diese Ungleichförmigkeit der ersten Generation zu studiren, boten mir die neuen, in meinem Versuchsgarten aufgetretenen Arten von *Oenothera*. Ich beobachtete diese Ungleichförmigkeit zuerst deutlich 1895 an einer 1894 ausgeführten Kreuzung mit *O. lata* und habe seitdem jährlich in zunehmender Anzahl solche erbungleiche Kreuzungen ausgeführt. Die Gattung *Oenothera* empfiehlt sich für solche Zwecke ganz besonders, da die Kreuzungen bequem auszuführen sind, jede von ihnen eine genügende Anzahl von Samen liefert und namentlich, da man die verschiedenen Typen oft bereits in früher Jugend leicht und scharf unterscheiden kann.

Als erstes Beispiel wähle ich eine Kreuzung zwischen *Oenothera Lamarckiana* ♀ und *O. nanella* ♂ [1]). Zwischen diesen beiden Pflanzen habe ich im Sommer 1898 39 Kreuzungen ausgeführt und für jede die Samen getrennt ausgesäet. Die Nachkommenschaft, d. h. die aus diesem Samen aufgehende erste Bastardgeneration, wies stets zwei Typen auf, denjenigen des Vaters und denjenigen der Mutter, aber in sehr wechselndem Verhältniss. Ich habe die einzelnen Aussaaten ausgezählt und fand für den Gehalt an *O. nanella* die folgenden Procentzahlen:

1. 2. 3. 3. 4. 5. 5. 7. 7. 7. 9. 9. 11. 13. 13. 13. 15. 16. 17. 17. 17. 19. 19. 19. 20. 21. 21. 21. 22. 23. 23. 24. 24. 26. 26. 28. 35. 39. 48.

Oder die einzelnen Kreuzungen in Gruppen zusammenfassend:

Proc. *nanella* . . .	1—5	5—15	15—25	25—35	35—50
Kreuzungen	7	10	16	4	2

Im Mittel etwa 17 Proc.

In früheren und späteren Jahren habe ich noch etwa eine ebenso grosse Anzahl von Kreuzungen zwischen diesen beiden Pflanzen gemacht. Sie lieferten sehr selten 0 Proc., und bis jetzt nicht über 50 Proc. *nanella*.

In der folgenden Generation zeigten sich diese Bastarde bei Selbstbefruchtung constant, und zwar beide Typen. Die zweite Generation bestand also für die aus der Kreuzung hervorgegangenen *O. nanella* nur aus *O. nanella*, für die gleichzeitig entstandenen *O. Lamarckiana* nur aus dieser. Aber wie die für die Kreuzung benutzte Grossmutter mutabel war, so waren es auch ihre aus der Kreuzung entstandenen Kinder.

---

1) Vergl. *Opera VI*, S. 10 und S. 278.

Ebenso bei 50 Kreuzungen, im Jahre 1898 ausgeführt zwischen *Oenothera lata* ♀ und *O. Lamarckiana* ♂. Die Nachkommenschaft zeigte die beiden elterlichen Typen und zwar von *O. lata*:

Proc. *lata*	1—5	5—15	15—25	25—35	35—45
Kreuzungen	2	6	24	11	7

Im Mittel etwa 23 Proc. *lata*.

Bei weniger umfangreichen Versuchen liegen die Zahlen scheinbar weiter aus einander. So z. B. ergab *Oenothera Lamarckiana* × *O. Lam. cruciata* in vier Versuchen 0—0—1 und 28 Proc. Pflanzen mit dem *cruciata*-Merkmal.

Es geht hieraus hervor, dass, wenn man nur eine einzige Kreuzung ausführt, es in solchen Fällen vom Zufall abhängen wird, welchen Werth man findet.

Ebenso, wenn man reciproke Kreuzungen in zu geringer Anzahl mit einander vergleicht; die Differenzen können scheinbar sehr grosse sein. Je grösser aber die Anzahl wird, um so besser wird die Uebereinstimmung. Ich führe den Procentgehalt an *nanella* von vier Kreuzungen *Oenothera nanella* ♀ × *O. Lamarckiana* ♂ zum Vergleich mit den oben gegebenen Werthen der reciproken Kreuzung an. Ich fand 7—21—21—29 Proc. *nanella*.

Es liegt auf der Hand, dass die angeführte Variabilität der Erbziffern theils von äusseren, theils von inneren Ursachen bedingt wird. Durch eine zweckentsprechende Wahl des Pollens und der zu befruchtenden Blüthen, sowie durch künstliche Eingriffe muss es gelingen, sie in bestimmten Richtungen zu verschieben. So gelang es mir 1899 den Gehalt an *nanella* in 8 Kreuzungen zwischen *O. Lamarckiana* ♀ und *O. nanella* ♂ mit nahezu 1800 Keimpflanzen bis auf 0—5 Proc. und in 8 weiteren Kreuzungen mit etwa 1600 Keimpflanzen auf Null herabzudrücken.

Andererseits lässt sich der Gehalt an Bastarden mit dem jüngeren Merkmal erhöhen. So erhielt ich z. B. in extremen Fällen in der ersten Generation aus:

O. Lamarckiana × *O. gigas* . . . . . 100 Proc. *gigas*
O. Lamarckiana × *O. rubrinervis* . . . 73 „ *rubrinervis*.

So lieferte die Kreuzung *O. nanella* ♀ × *O. biennis* ♂, in Bezug auf das erstere Merkmal, je nach der Wahl des Pollens, in einigen Versuchen etwa 0 Proc., in anderen bis zu 96 Proc. *nanella*.

Aus diesen Zahlen ergiebt sich die Folgerung, dass die Ungleichförmigkeit der ersten Generation unechter Bastarde leicht übersehen

werden oder gar fehlen kann. Extreme Versuchsbedingungen können, namentlich bei geringem Umfang der Saaten, leicht nur den einen Typus hervortreten lassen. In solchen Fällen muss man sehr vorsichtig sein, denn es ist dann nach einer einzigen Aussaat sogar nicht zu entscheiden, ob die ausgeführte Kreuzung eine erbgleiche oder eine erbungleiche sei. Nur die Wiederholung des Versuches in einem grösseren Massstab oder das Studium der zweiten Generation bringt dann die Entscheidung.

Als Beispiele einer ditypen ersten Bastardgeneration führe ich noch die folgenden Kreuzungen an. *O. Lamarckiana* ♀ × *O. suaveolens* ♂ (= *O. odorata* Hort.) lieferte mir zwei Typen, den mütterlichen, aber mit *suaveolens*-Blüthen, und den väterlichen. Dasselbe galt für *O. Lamarckiana* × *O. hirsutissima* (= *O. biennis hirsutissima* Gray) und für eine Reihe weiterer Kreuzungen.

In den bisher angeführten Fällen war die erste Generation nach der Kreuzung ein- oder zweiförmig; sie kann aber auch drei oder mehrere Typen aufweisen.

Solches kann u. a. der Fall sein, wenn zwei Arten durch verschiedene Mutationen aus einer selben Art hervorgegangen sind. Dabei wird durch die Kreuzung die frühere, in den neuen Formen verloren gegangene Eigenschaft zurückkehren können.

So sind z. B. in meinem Versuchsgarten aus *O. Lamarckiana* zwei von dieser fast in jedem Organe mehr oder weniger abweichende und einen ganz anderen Habitus tragende neue Arten, die bereits oben genannten *O. lata* und *O. nanella*, hervorgegangen. Kreuzt man nun diese, so werden vier Typen entstehen können, die beiden elterlichen, einer der zu gleicher Zeit *lata* und *nanella* ist und einer, dem beide diese Eigenschaften fehlen. Die letzteren Individuen tragen dann aber das in den Eltern latente Merkmal der *O. Lamarckiana* zur Schau.

Die Versuche ergaben dabei, dass *lata-nanella*-Exemplare zwar vorkommen, aber stets sehr selten sind, und dass die drei anderen Typen in oft nahezu gleichen, aber wechselnden Verhältnissen vorkommen. Die Bastarde sind dabei den Eltern oder Voreltern so ähnlich, dass sie von diesen einfach nicht zu unterscheiden sind. Ich fand z. B. in den Samen einer 1896 ausgeführten Kreuzung die folgenden Anzahlen von Exemplaren mit dem Merkmal der

O. lata . . . . 30 Proc.
O. Lamarckiana . . . . 18 „
O. nanella . . . . 47 „

Und ähnlich in anderen Versuchen. Von den *Lamarckiana-* und den *nanella*-Exemplaren prüfte ich dann eine Anzahl auf ihre Constanz; ich fand sie bis jetzt sämmtlich völlig samenbeständig.

Es lohnt sich, an diesen Versuch noch eine weitere Betrachtung anzuknüpfen. Durch die Kreuzung trat das latente Merkmal der gemeinschaftlichen Voreltern zu Tage. Wäre die Abstammung von *O. lata* und *O. nanella* nicht bekannt, so würde man offenbar aus dem Ergebniss des Kreuzungsversuches auf ihre Vorfahren schliessen dürfen. Und es scheint mir hierin ein sehr wichtiges Princip zu liegen, das vielleicht später einmal eine experimentelle Grundlage für Stammbaumstudien abgeben wird.

Bis jetzt haben wir nur solche Kreuzungen betrachtet, deren Producte sich bei Selbstbefruchtung nicht spalteten. Es kommen aber auch unter den unechten Bastarden Fälle von Spaltungen vor. Sie scheinen aber sehr selten zu sein, und da man die betreffenden Individuen durch kein Merkmal von den sich nicht spaltenden unterscheiden kann, hängt es vom Zufall ab, ob man gerade sie zu den Selbstbefruchtungen auswählen wird. Nur sehr umfangreiche Culturen führen hier zum Ziel[1]).

Die schönste Eigenschaft in der Gattung *Oenothera*, um sich spaltende unechte Bastarde zu studiren, ist diejenige, welche als *cruciata* bezeichnet wird. Sie ist seit alten Zeiten für die in Nord-Amerika weit verbreitete Art *O. cruciata* Nuttall bekannt, kommt gegenwärtig aber auch als Unterart von *O. biennis* und von *O. Lamarckiana* vor. Die vier Blumenblätter sind schmal, bandförmig, sie bilden zusammen ein kleines Kreuz, woher der Name stammt. Ich habe 1895 zwei Kreuzungen zwischen *O. Lamarckiana* und *O. biennis cruciata* ausgeführt. Die erste Generation der Bastarde war in Bezug auf die Blumenblätter einförmig; die *cruciata*-Blüthen fehlten durchaus. In einem der beiden Versuche habe ich vier Exemplare, welche auf's Geradewohl herausgegriffen waren, unter Ausschluss fremden Pollens mit sich selbst befruchtet. Drei von ihnen lieferten in der zweiten Generation eine constante Nachkommenschaft, ohne Spur von *cruciata*. Das vierte Exemplar aber spaltete sich bei der Aussaat, es lieferte 1897 etwa zur Hälfte Individuen mit breiten, herzförmigen und zur anderen Hälfte solche mit schmalen, linearen Petalen. Die Zahlen waren 57 Proc. für die erste und 43 Proc. für die zweite Gruppe, auf nur etwa 40 blühenden Pflanzen. In der

---

1) Im letzten Sommer habe ich etwa 200 qm mit Bastarden von *Oenothera* bepflanzt.

dritten Generation zeigte sich die Nachkommenschaft der kreuzblüthigen Exemplare constant, in der vierten aber trat unter ihnen wiederum eine Spaltung ein.

Solche Spaltungen in den späteren Generationen tragen den Character des Atavismus und werden vermuthlich zur Erklärung dieser räthselhaften Erscheinung beitragen können.

Ein zweites Beispiel entnehme ich einer Kreuzung von *Oenothera rubrinervis* ♀ und *O. nanella* ♂, welche ich 1893 ausgeführt habe. Die erste Bastardgeneration ergab nur zwei Typen, denjenigen der Mutter und, in geringerer Anzahl (etwa 8 Proc.), denjenigen der gemeinschaftlichen Vorfahren *O. Lamarckiana*. *Nanella*-Exemplare und *rubrinervis-nanella* Pflanzen fehlten. Von beiden vorhandenen Typen wurden bei der Blüthe einige Pflanzen mit dem eigenen Pollen befruchtet. In der nächsten Generation zeigte sich dann, dass es in beiden theils constante, theils sich spaltende Bastarde gegeben hatte. Die sich spaltenden *rubrinervis*-Pflanzen lieferten dabei in einer Nachkommenschaft von etwa 300 Individuen 18 Proc. Zwerge, welche zu gleicher Zeit die Merkmale der *O. rubrinervis* trugen. Also *O. rubrinervis-nanella*. Diese Combinationsform erhielt sich bei späterer Aussaat bis heute constant. *Nanella*-Pflanzen, welche nicht gleichzeitig *rubrinervis* waren, fehlten in diesen Versuchen zwar nicht, waren aber selten.

Kreuzt man nicht reine, sondern bereits bastardirte Typen, so wird die Ungleichförmigkeit in der ersten Generation selbstverständlich noch grösser. Ich erhielt durch Tausch eine *O. cruciata* Nutt. ×, welche in allen Merkmalen der gleichnamigen Art durchaus entspricht und, mit Ausnahme des *cruciata*-Merkmales, samenbeständig ist. Mit ihrem Pollen befruchtete ich 1898 einige Pflanzen von *O. Lamarckiana*. Aus den gekreuzten Samen erhielt ich eine Cultur von etwa 300 Pflanzen mit vier Typen. Der eine war ganz allgemein; er umfasste 94 Proc. der Individuen. Er sah der *O. muricata* sehr ähnlich, aber mit lockeren Aehren und mit Blüthen von der Grösse von *O. biennis*. Das *cruciata*-Merkmal fehlte durchaus. Einige Individuen wurden mit sich selbst befruchtet, zwei von ihnen zeigten sich in einer Nachkommenschaft von über 100 Exemplaren durchaus constant; ein drittes ebenso, aber mit Ausnahme des *cruciata*-Merkmales, welches in 7 der 91 Pflanzen zurückkehrte.

Die anderen drei Typen der ersten Generation sahen der *O. biennis* mehr oder weniger ähnlich. Der eine war steril, der zweite, braunroth gefärbt wie die *O. cruciata* Nutt., war in einer Nachkommenschaft von etwa 130 Exemplaren constant, der dritte aber spaltete

sich. Er hatte bei Selbstbefruchtung nur wenige Samen geliefert, aus denen nur 15 Pflanzen aufgingen; diese waren aber theils der *O. biennis* ähnlich, aber rothbraun, theils der Mutter ähnlich, theils bildeten sie andere Combinationen der grosselterlichen Merkmale. *Cruciata*-Blüthen fehlten der Nachkommenschaft der zwei letzterwähnten Typen bis jetzt durchaus.

Aus diesen und meinen weiteren Versuchen geht hervor, dass die erbungleichen Kreuzungen in der Gattung *Oenothera* eine grössere Mannigfaltigkeit darbieten, als bis jetzt für andere Gruppen beschrieben wurde. *Die erste Generation ist bisweilen einförmig, oft zwei- oder mehrförmig. Die Bastarde dieser Generation zeigen sich bei Selbstbefruchtung in der Regel als samenbeständig, bisweilen kommen aber zwischen den constanten auch einige sich spaltende vor. Diese spalten sich dann nicht nach gleichen, sondern nach ungleichen Theilen.*

Es würde zu weit führen, hier die Beziehungen zwischen erbgleichen und erbungleichen Kreuzungen zu besprechen. Nur möchte ich bemerken, dass beide Processe gleichzeitig stattfinden können. Bei derselben Kreuzung kann sich das eine Merkmalspaar erbgleich, das andere aber erbungleich verhalten. Ein Beispiel zu dieser Folgerung habe ich früher unter dem Namen *Oenothera Pohliana* beschrieben[1]). Es ist dies die Bastardrasse von *Oenothera lata*, deren Merkmal nach Obigem unechte Bastarde bildet, und von *O. brevistylis*, welche echte Bastarde hervorbringt[2]). Die erste Generation besteht daher zum Theil (meist etwa 15—20 Proc.) aus *lata*-Pflanzen, zum Theil aus *Lamarckiana*-Individuen; beide Typen sind aber in Bezug auf die Brevistylie echte Bastarde. In der zweiten Generation trennen sich somit die Griffellängen; es entstehen theils echte *Brevistylis*-Pflanzen, theils solche, welche zu gleicher Zeit *lata* und *brevistylis* sind und zwar zusammen in einem dem Mendel'schen Gesetze entsprechenden Verhältnisse.

1) *Opera VI,* S. 10 und 26.
2) *Opera VI,* S. 213.

(Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Jahrg. 1900, Band XVIII, S. 435.)

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR L'ORIGINE DES ESPÈCES.

Jordan et ses disciples ont étudié la question de l'immutabilité des espèces végétales. Ils ont reconnu que la plupart des espèces linnéennes ne sont pas des types purs, mais des assemblages plus ou moins grands de formes. Ces formes, distinctes entre elles par de nombreux caractères, quoique inférieures aux espèces de Linné, se montraient dans la culture héréditaires et constantes. Rarement elles se mélangeaient par des croisements, ordinairement elles restaient pures de semis, quoique cultivées côte à côte.

On les voyait varier, mais pas dans le sens de la production de nouvelles formes; c'étaient seulement les différences, qu'on connaît maintenant sous le nom de variations individuelles. En excluant la sélection, ces différences retournaient toujours au type primitif.

Jordan a fait des milliers de semis: jamais il n'observait une mutation, ou changement d'une espèce dans une autre. Il en conclut, non seulement que les espèces cultivées par lui étaient immuables, mais encore que toutes les espèces végétales seraient telles toujours et partout.

La théorie de la descendance commune de tous les organismes a renversé cette dernière conclusion. Mais elle n'a pas pu renverser les faits bien démontrés sur lesquels celle-ci était basée. C'est en vain qu'elle a tâché de nier l'immutabilité des espèces et de la remplacer par l'hypothèse de changements si lents, qu'ils échapperaient à notre observation.

L'immutabilité des espèces est un fait d'observation quotidienne; les changements supposés ne sauraient être démontrés.

Mais à mon opinion la théorie darwinienne n'a pas besoin de cette hypothèse. Elle s'associe beaucoup mieux aux faits, si elle reconnaît simplement la justesse de la thèse de l'immutabilité. Seulement, dans ce cas, elle a évidemment besoin d'une autre hypothèse. Car si les espèces ou la plupart d'entre elles sont immuables de nos jours et si pourtant elles ont pris leur origine dans d'autres espèces disparues maintenant, ou peut-être même encore en existence, il est clair que l'immutabilité ne peut pas durer toujours. Elle doit faire place, de temps en temps, à un état de mutabilité: ou, en d'autres

mots, les périodes d'immutabilité doivent alterner avec des périodes de mutations.

Il est bien possible, peut-être même probable, que les périodes muables seront ou plutôt ont été courtes en comparaison des autres. Car c'est l'explication la plus simple du fait, qu'au moins la grande majorité des plantes se trouvent de nos temps dans une période immuable. D'un autre côté on peut se figurer que les périodes de mutation ne soient produites que par des circonstances rares et exceptionnelles, par des changements de climat, par des migrations, ou par l'introduction ou la disparition d'espèces plus fortes dans le combat pour l'existence, etc.

L'hypothèse des mutations périodiques a, à mon avis, un très grand avantage sur l'hypothèse des changements lents. La dernière rend presque nulle la chance de jamais observer directement l'origine d'une espèce, elle décourage les physiologistes qui aimeraient tenter de résoudre ce problème à la fois si intéressant et si difficile. L'hypothèse des mutations périodiques encouragerait au contraire les recherches de ce genre.

Car il n'y a aucune raison pour penser que toutes les plantes doivent se trouver en même temps dans une même période. Étant donné le fait établi par Jordan que la majorité des espèces sauvages de l'Europe sont à présent immuables, il reste toujours possible qu'il y en ait quelques-unes qui se trouvent justement dans une période de mutations. Pourquoi pas? On ne croit plus aux changements brusques, comme causes de la succession des périodes géologiques et paléontologiques, et la conviction d'une évolution lente des organismes est évidemment peu favorable à l'idée de périodes muables générales pour tous les êtres vivant en même temps.

Et en reconnaissant la possibilité de différentes périodes pour les différentes espèces, on est conduit à supposer que, à côté des espèces étudiées par Jordan et ses disciples, il doit y en avoir d'autres sur lesquelles on pourrait très bien observer les phénomènes de mutabilité.

Reste seulement à les chercher.

Dans ce but, considérons ce qu'on est en droit d'attendre d'une telle espèce. En premier lieu, pour en produire d'autres, il n'y a aucune raison pour qu'elle disparaisse elle-même. D'après la théorie darwinienne une espèce se change en une autre. Mais d'après la théorie des mutations une espèce prend sa naissance dans une autre, c'est-à-dire dans une partie de ses individus, voire même dans une partie des graines d'un même individu. Il est, en effet, infiniment

plus probable que la partie changeante des graines sera très petite, en comparaison de l'autre.

D'un autre côté, la mutabilité n'étant pas due au hasard, mais à des causes bien définies, quoiqu'à présent encore tout à fait inconnues, il n'y a aucune raison pour supposer qu'une mutation, une fois survenue, ne pourrait pas se répéter. Au contraire, il est beaucoup plus probable qu'elle se répétera. Car une nouvelle espèce, issue une fois d'une autre, et dans un seul individu, aurait évidemment une chance beaucoup trop petite pour se maintenir. Elle périrait dès le commencement. Il faut beaucoup d'individus, et probablement une production répétée, pour assurer non pas l'apparition passagère d'une autre forme, mais l'origine véritable d'une nouvelle espèce.

Voilà évidemment une déduction très essentielle. Une espèce, qui en produit d'autres, doit probablement les produire en quantité et pendant une série d'années. Et cela augmente notre chance de rencontrer de telles espèces.

Quelles sont les formes auxquelles une espèce muable pourrait donner l'origine? Les différences ne sauraient être aussi grandes que celles qui existent par exemple entre un lion et un tigre. Il en faut de beaucoup plus petites. On devra se contenter même des plus petites différences qui existent entre des espèces affines. Je cite quelques exemples comme les *Cochlearia anglica* et *danica*, les *Lepigonum medium* et *salinum*, les *Chrysanthemum inodorum* et *maritimum*, les *Carex flava* et *Oederi*. Ce sont des différences spécifiques très subtiles, et que beaucoup de personnes préfèrent négliger dans les excursions botaniques. On en trouve d'autres exemples bien connus dans les genres *Rosa*, *Rubus*, *Salix*, *Hieracium* et autres. Ce sont des différences comme celles que les systématiciens les plus célèbres aiment à ignorer, quand ils réunissent tout un groupe d'espèces de Linné ou d'autres prédécesseurs dans une même espèce nouvelle. Ce sont enfin les différences spécifiques des diverses sous-espèces de *Draba verna*, de *Viola tricolor*, d'*Helianthemum vulgare* et de tant d'autres, établies par les expériences de l'école jordanienne mais négligées ou ignorées dans la plupart des flores ou des ouvrages descriptifs généraux.

Les espèces qu'il est très facile de distinguer dans les herbiers ou dans les excursions se distinguent ordinairement par tout un groupe de caractères. Mais il n'y a aucune raison pour supposer que tous les éléments d'un tel groupe auraient pris naissance à la fois. Au

contraire, ce serait une supposition très invraisemblable, vu l'extrème rareté du phénomène.

Ce qu'il faut chercher, c'est donc une espèce qui en produit une ou plusieurs autres, en un certain nombre d'individus et durant une série de générations plus ou moins longue, et cela sans perdre sa propre existence. Les nouvelles espèces seront nettement distinguées d'elles, dès le commencement, mais dans le degré des espèces affines. En outre, elles seront probablement constantes dès leur origine.

Ces conclusions m'ont conduit à une méthode expérimentale pour chercher une espèce muable. Car il s'en suit évidemment qu'il faut recueillir des graines sur des plantes à l'état sauvage, et qu'il faut les semer, et cela, autant que possible, sur une échelle plus grande que Jordan. Il vaut mieux faire d'amples semis d'un certain nombre d'espèces que de semer un nombre d'espèces aussi grand que possible.

Dans ce but j'ai semé dans le champ d'expériences du Jardin Botanique d'Amsterdam toute une série de plantes indigènes de notre contrée. J'ai semé les *Verbascum thapsiforme*, *Thrincia hirta*, *Crepis biennis*, *Centaurea nigra*, *Capsella Bursa-pastoris*, *Bidens cernua*, *Aster Tripolium*, *Cynoglossum officinale*, *Sisymbrium Alliaria*, *Daucus Carota* et beaucoup d'autres. J'ai pris mes graines de préférence sur des individus montrant quelque déviation, comme des fascies, des ascidies, des symphyses, des ramifications d'épis, des feuilles fendues, etc., en pensant que de telles plantes présenteraient peut-être une plus grande chance de trouver ce que je cherchais.

Parmi toutes les plantes étudiées, il fallait évidemment être content, si une seule répondrait à mon espoir, la chance étant assurément très petite. Néanmoins, j'ai trouvé ce que je cherchais et bientôt j'ai délaissé les autres cultures, n'en retenant que les races monstrueuses héréditaires que j'avais trouvées parmi elles.

L'espèce en question est l'Onagre de Lamarck (*Oenothera Lamarckiana*). Elle est sans doute d'origine américaine, comme ses congénères les *Oe. biennis*, *muricata* et *suaveolens*, introduits depuis un temps plus ou moins long en Europe. Elle a été décrite au commencement du siècle par Lamarck sous le nom d'*Oe. grandiflora*, mais depuis elle a reçu de Seringe le nom qu'elle porte aujourd'hui. Elle se rencontre dans les Pays-Bas à plusieurs endroits à l'état subspontané, échappée des jardins et des cultures.

En 1886 j'avais pris des graines et quelques rosettes que je trans-

portai dans le jardin botanique d'Amsterdam. Les graines m'ont donné du coup ce que j'espérais. Parmi les plantes normales qui en provenaient en 1887, il y avait trois exemplaires d'un type inconnu jusque-là. Encouragé par ce premier résultat, j'ai fait une grande récolte de graines sur les tiges issues des rosettes, et j'en ai recueilli d'autres sur les plantes sauvages. J'étais donc à même de répéter mes semis l'année suivante (1888) sur une échelle beaucoup plus grande. Ces semis me donnèrent ensemble entre 15 et 20 milliers de jeunes plantes. Parmi elles la nouvelle espèce de l'année précédente s'est répétée, et une autre forme s'est montrée. C'étaient des nains, tout petits, fleurissant déjà à une grandeur de 10–20 cm., au lieu de 1 mètre comme l'espèce-mère. Ces nains m'ont donné de leurs graines une race que j'ai cultivée jusqu'en 1894.

J'ai divisé alors mes cultures en trois parties, que j'appelle des familles en adoptant la terminologie des cultivateurs de graines de betteraves. Je me bornerai dans cet article à la famille issue des rosettes mentionnées, laissant de côté celles qui se sont développées des deux échantillons de graines de 1886 et de 1887. Je remarque seulement, que dans le cours des années ces deux autres familles n'ont fait, en principe, que répéter les résultats donnés par la première.

Je donne l'histoire de cette famille sous la forme d'un arbre généalogique. Elle a produit chaque année un nombre prédominant d'individus ressemblant à leurs aïeux; parmi eux je choisissais mes porte-graines, que je laissais féconder par les insectes dans un lieu bien isolé (1886–1891), ou que plus tard, je fécondais artificiellement par leur propre pollen, en entourant leurs fleurs de sacs de parchemin.

A côté des milliers d'individus normaux, mes cultures ont produit chaque année un nombre plus ou moins grand d'autres types répétant chaque fois les productions des années précédentes. On appelle ces nouvelles productions des mutantes, comme on appelle des variantes les individus différant du type moyen sous le rapport de la variabilité individuelle. Les mutantes sont les produits directs des mutations, elles proviennent d'une autre espèce et n'ont eu, parmi leurs aïeux, autant qu'on connaît leur histoire, aucun qui ait eu la même forme.

Notre arbre généalogique ne donne, à côté de la colonne centrale des individus normaux, que ces mutantes. Beaucoup d'entre elles ont donné des graines et une progéniture plus ou moins abondante, mais ces faits ne sont pas mentionnés dans notre tableau. Ces mutantes sont à peu près au nombre de 800, distribuées sur huit géné-

rations successives, et sur un nombre total d'environ 50,000 individus. On peut donc évaluer leur fréquence à 1.5 %. C'est-à-dire que dans une période de mutations, celles-ci ne sont point du tout si rares qu'on pourrait le croire, d'après la rareté extrême de ces changements dans toute la nature.

Les mutantes en question appartiennent toutes à un groupe très limité de formes nouvelles. Je n'en ai vu apparaître dans mes cultures qu'environ une douzaine. Et parmi elles, seulement sept sont d'une importance assez grande, pour les énumérer dans le tableau qui suit. Les autres ont été, ou trop rares, ou trop faibles, ou bien tout à fait stériles, de sorte qu'elles se sont soustraites à une étude aussi approfondie, que j'ai cru nécessaire de la faire pour les sept espèces principales.

Ces sept espèces sont: l'*Oe. gigas*, à grandes fleurs en panicule dense; l'*Oe. albida*, à feuilles très étroites, blanchâtres, à fleurs d'un jaune pâle et à fruits courts; l'*Oe. oblonga*, à feuilles oblongues, pétiolées, à tige courte se terminant en un épi dense avec des fleurs moins grandes que dans l'espèce mère, et des fruits petits; l'*Oe. rubrinervis*, à tige fragile par le développement imparfait des fibres libériennes; l'*Oe. lata*, rendue femelle par l'avortement complet du pollen (accompagné d'un développement anormal de la couche cellulaire interne de la paroi des anthères) et très facile à reconnaître par l'ampleur de tous ses organes[1]); l'*Oe. scintillans*, à feuilles étroites d'un vert foncé, et comme luisantes, à fleurs et à fruits petits; et l'*Oe. nanella*, forme naine d'une hauteur de quelques décimètres seulement.

L'*Oe. gigas* ne s'est présentée qu'une seule fois; les autres espèces se sont produites plus ou moins régulièrement dans chaque génération, et souvent en nombre assez grand.

L'*Oe. Lamarckiana* a été cultivée, dans les trois premières générations, de 1886 à 1891, comme bisannuelle. Les porte-graines, au nombre de six à dix pour chaque génération, ont fleuri chaque fois sur un carré bien isolé. Les cinq générations suivantes ont été annuelles (1895–1899); les porte-graines ont fleuri dans des sacs de parchemin et ont été fertilisés artificiellement.

L'aperçu suivant, disposé en forme d'arbre généalogique, donne le nombre des individus transformés, issus directement des porte-graines normaux[2]):

---

1) Cf. J. Pohl: Ueber Variationsweite der *Oenothera Lamarckiana* (Oesterr. botan. Zeitschrift, 1895, No. 5—6).

2) *Opera VI*, p. 278.

Génération.	*Oe. gigas.*	*albida.*	*oblonga.*	*rubrinervis.*	*Lam.*	*nanella.*	*lata.*	*scintillans.*
8e 1899......	.	5	1	.	1700	21	1	.
7e 1898......	.	.	9	.	3000	11	.	.
6e 1897......	.	11	29	3	1800	9	5	1
5e 1896......	.	25	135	20	8000	49	142	6
4e 1895......	1	15	176	8	14000	60	73	1
3e 1890–1891.	.	.	.	1	10000	3	3	.
2e 1888–1889.	.	.	.	.	15000	5	5	.
1e 1886–1887.					9			

Parmi ces plantes l'*Oenothera gigas* mérite d'être traité plus amplement. Non seulement cette forme est la plus rare de tout le tableau, ne s'étant montrée qu'une seule fois dans cette expérience, mais aussi elle est beaucoup plus forte et plus robuste que l'espèce mère et paraît être aussi propre à la vie dans la nature et à la lutte pour l'existence que celle-ci. Peut-être même est-elle mieux appropriée aux exigences du monde ambiant que la forme originaire.

Les autres nouvelles espèces sont pour la plupart faibles et ont besoin de beaucoup de soins pour fleurir et mûrir leurs graines. Seul, l'*Oe. rubrinervis* fleurit aussi richement que l'*Oe. Lamarckiana*, et ne le cède en rien à celui-ci quant à la fécondité et la production de graines. Mais elle est trop fragile, surtout dans les individus annuels et faibles.

La description de l'*Oe. gigas*, qui va suivre, donnera la preuve de ces qualités supérieures.

Les caractères distinctifs principaux sont les suivants[1]):

Les feuilles radicales sont beaucoup plus larges, le pétiole est long, la base du limbe n'est pas longuement atténuée, mais nettement tranchée. C'est surtout le cas dans les feuilles des rosettes encore jeunes, et par ce moyen il est toujours très facile de distinguer les deux types, dès les premières semaines du développement. Dans les feuilles radicales ultérieures la différence devient un peu moins grande; elle reste toujours assez nette cependant pour permettre de distinguer les plantes du premier coup d'œil.

Les tiges sont plus grosses et plus fortes, environ de la même hauteur que celles de l'*Oe. Lamarckiana*. Leurs entrenœuds sont plus courts et plus nombreux, leurs feuilles plus larges et ordinai-

1) *Opera VI*, p. 253.

rement recourbées, couvrant la tige d'un revêtement plus ou moins serré et donnant à la plante un aspect tout particulier. Les inflorescences sont très robustes, à bractées bien développées et à fleurs très grandes et plus nombreuses, dont l'ensemble forme une couronne plus large et plus compacte que sur l'espèce mère. Les fruits sont courts et épais, d'une forme conique; les graines très grandes.

Il résulte de cette description abrégée que notre plante est facile à reconnaître à chaque âge et ne saurait échapper à l'observation, si elle se montrait dans des cultures ou à l'état spontané.

Pourtant, elle ne s'est montrée qu'une seule fois, représentée par un seul individu. C'était dans ma culture de 1895–1896, qui comprenait plusieurs milliers d'exemplaires, et dont un peu plus de mille ont fleuri dans la première année. Les Onagres sont, comme on le sait, en partie annuelles et en partie bisannuelles.

Au moment de la floraison, en août 1895, je choisis, parmi les individus qui étaient restés à l'état de rosettes, une trentaine des plus forts et des plus beaux. La culture à ce moment était trop drue; les feuilles, pour cette raison, trop allongées, de sorte qu'il n'était pas encore possible de juger exactement ces plantes. Je les plantai à part; elles produisirent des tiges l'année suivante (1896). Lors de leur floraison une seule plante se distinguait des autres par son port plus robuste, ses feuilles plus denses, ses fleurs beaucoup plus grandes et ses fruits moins longs. C'était la plante mère de la nouvelle espèce, *Oenothera gigas*. Dès que ces caractères m'indiquèrent la possibilité d'une nouvelle forme, je coupai les fleurs et les jeunes fruits et enveloppai tous les boutons floraux dans un sac de parchemin transparent, pour les fertiliser ensuite avec leur propre pollen. De la sorte, j'eus une récolte de graines pures.

Ces graines me donnèrent en 1897 un semis d'environ 450 pieds, lesquels, sans aucune exception, avaient les caractères décrits plus haut pour l'*Oenothera gigas*. Mais comme je n'avais pas reconnu la plante mère avant la floraison, j'ai dû attendre les fleurs de la nouvelle génération pour être bien sûr de leur identité. Dans ce but, j'ai cultivé une centaine de ces plantes; la plupart ont produit des tiges et des fleurs qui toutes répétaient les caractères de la plante mère.

La nouvelle espèce était donc constante dès la première génération, sans trace d'atavisme. Elle est restée telle dans les trois générations suivantes, en 1898, 1899 et 1900.

J'ai fait plusieurs fois des semis avec des graines pures (obtenues par l'autofécondation artificielle) des autres nouvelles formes. Les

Oe. rubrinervis et *Oe. nanella* donnent une récolte aussi facile que l'*Oe. Lamarckiana* et ont été tout à fait constants; j'en ai cultivé plusieurs générations. L'*Oenothera albida* et l'*Oe. oblonga* ne grainent que difficilement, surtout sur les individus annuels, ce qui ne m'a pas empêché de m'assurer de leur fixité absolue dans les semis. L'*Oe. lata* est femelle; fécondée par le pollen de l'*Oe. Lamarckiana*, elle donne en partie des individus de *lata* et en majeure partie des enfants semblables au père.

Enfin l'*Oe. scintillans* est une forme inconstante quoique suffisamment fertile. De ses graines on n'a ordinairement qu'un tiers ou plus rarement deux tiers des individus qui reproduisent la forme mère; les autres tiers donnent l'*Oe. Lamarckiana* et l'*Oe. oblonga*. Dans les générations suivantes cette disjonction se répète dans la forme typique, tandis que les individus retournés à la forme originaire se reproduisent purs de semis.

Les annotations, faites annuellement sur ces cultures et sur les semis des graines des individus transformés, m'ont conduit aux conclusions suivantes:

1° Les espèces nouvelles se montrent subitement, sans intermédiaire ni préliminaire; l'individu transformé offre tous les caractères du nouveau type, quoiqu'il soit issu de parents et de grands-parents tout à fait normaux.

2° Les graines des individus transformés donnent, ordinairement, toutes le nouveau type, sans retour aux caractères de l'*Oe. Lamarckiana*. Elles restent fixes dès leur première apparition. Je puis donc les considérer comme des espèces nouvelles. Toutefois l'*Oe. scintillans* forme une exception à cette règle; certains individus ne se répètent que dans un tiers, d'autres dans deux tiers ou un peu plus de leur progéniture. L'*Oe. lata* est purement femelle et ne se produit que par le croisement avec l'espèce mère ou avec d'autres formes; son degré de fixité ne saurait donc être déterminé.

3° Les formes nouvelles se distinguent presque dans tous leurs caractères de l'espèce mère, et correspondent par là aux petites espèces sauvages et non aux variétés des plantes cultivées. Seule l'*Oe. nanella* peut être regardée comme une variété naine.

4° Les espèces nouvelles se montrent ordinairement dans un nombre assez grand d'individus, soit dans une même génération, soit dans une série de générations. On peut évaluer leur nombre à environ 1 à 3 pour 100. Cette observation me paraît confirmer les



Fig. 1.

Fig. 1. — *Oenothera rubrinervis.* Rameau fleuri. Espèce ressemblant beaucoup à l'*Oe. Lamarckiana* (Figure empruntée à de Vries: *Die Mutationstheorie*).



Fig. 2.

Fig. 2. — *Oenothera scintillans.* Rameau fleuri. Espèce tout à fait dissemblable de la forme-mère (Figure empruntée à de Vries: *Die Mutationstheorie*).



Fig. 3.

Fig. 3. – *Oenothera oblonga*. Rameau fleuri (Figure empruntée à de Vries: *Die Mutationstheorie*).

Fig. 4 à 10. – *Oenothera lata*. Sommet d'une inflorescence; *a*, *b*, *c*, boutons floraux. – *A*, *B*, *C*, Boutons d'*Oenothera Lamarckiana* à des âges correspondants (Figure empruntée à de Vries: *Die Mutationstheorie*).

B *b* *A* *a* *c* *C*

Fig. 4 à 10.

idées émises par M. W.-B. Scott sur la mutation, déduites par lui de la continuité des séries paléontologiques[1]).

5⁰ Les caractères des espèces nouvelles ne présentent aucune relation évidente avec ceux des variations ordinaires de l'espèce mère. La mutabilité semble être indépendante de la variabilité.

Les nouveaux caractères apparaissent sans direction aucune, comme le veut le grand principe darwinien de l'évolution. Ils comprennent tous les organes et les font changer dans tous les sens; ils sont tantôt nuisibles, tantôt indifférents, tantôt probablement avantageux pour leurs porteurs. La plupart des formes décrites sont plus faibles ou plus fragiles que l'*Oe. Lamarckiana*; seule l'*Oe. gigas* paraît être, en tous points, plus robuste. Beaucoup de formes sont stériles; elles n'ont pas été mentionnées dans notre tableau.

Les formes nouvelles que j'ai vu naître dans mon jardin d'expériences et les cultures généalogiques que j'ai entreprises dans ce but ont été décrites plus amplement, avec les considérations théoriques qui en justifient l'interprétation, dans le premier volume d'un livre intitulé: *Die Mutationstheorie*, dont le premier fascicule vient de paraître[2]).

1) W. B. Scott: On variations and mutations (Americ. Journal of science, 3e série, Vol. 48, no. 287, p. 355, Nov. 1894).

2) Die Mutationstheorie. Versuche und Beobachtungen über die Entstehung von Arten im Pflanzenreich. Bd. I. Die Entstehung der Arten durch Mutation. Leipzig. Les figures qui accompagnent cette note sont empruntées au premier fascicule de cet ouvrage.

(Revue générale de Botanique, Tome XIII [1901], page 5.)

UEBER TRICOTYLE RASSEN.

Vorläufige Mittheilung.

Die *transgressive Variabilität* oder das Ueberschreiten der Grenzen zwischen Arten und Varietäten bei der gewöhnlichen fluctuirenden Variabilität ist eine Erscheinung, welche auf morphologischem und systematischem Gebiete eine sehr wichtige Rolle spielt, welche aber in ihrer physiologischen Bedeutung bis jetzt noch viel zu wenig studirt worden ist. Sie ermöglicht es bekanntlich, Reihen von Individuen auszusuchen, welche zu verwandten, aber verschiedenen Arten gehören und in denen dennoch bestimmte Merkmale sich ganz allmählich und ohne Sprünge von einem Ende der Reihe bis zu dem entgegengesetzten ändern[1]). Solche Zusammenstellungen machen den Eindruck phylogenetischer Entwickelungsreihen und sind bei unzureichender Untersuchung auch wohl für solche gehalten worden. Denn erst das Studium der Erblichkeitsverhältnisse giebt uns einen Einblick in ihre wahre Bedeutung.

Ganz besonders geeignet für das Studium der transgressiven Variabilität ist die Erscheinung der Tricotylie. Keimpflanzen mit drei Samenlappen und solche mit gespaltenen Cotylen kommen so häufig vor, dass wohl jeder sie aus eigener Beobachtung kennt, und vollständige Reihen von Uebergängen zwischen Dicotylen und Tricotylen lassen sich nicht allzu selten aus grösseren Saaten zusammenbringen. Dennoch ist diese Erscheinung bis jetzt in morphologischer Richtung nur sehr wenig und in physiologischer, so viel mir bekannt, noch gar nicht untersucht worden. In ersterer Hinsicht ist namentlich ihre Beziehung zu der späteren Blattstellung der Pflanze, sowie zu Verbänderungen und Zwangsdrehungen von Interesse[2]), in letzterer die in diesem Aufsatz zu behandelnde Existenz von erblichen, constanten Rassen. Denn es giebt hier *„physiologische Rassen"*, welche durchaus getrennt sind und sich weder durch Cultur, noch durch Selection in einander überführen lassen, welche aber dennoch morphologisch sich nicht von einander unterscheiden. Einem einzelnen Individuum kann man nicht ansehen, zu welcher

---

1) Mutationstheorie, Bd. I, S. 305.

2) Eine Methode, Zwangsdrehungen aufzusuchen. *Opera V,* S. 478.

Rasse es gehört; darüber entscheidet nur die statistische Zusammensetzung seiner Nachkommenschaft, und diese sogar bisweilen erst in der zweiten oder in der dritten Generation.

In meinem Werke über die Mutationstheorie (Bd. I, Abschnitt IV) habe ich zu zeigen versucht, dass man bei Anomalien ganz gewöhnlich zwei verschiedene Arten des Vorkommens beobachtet, welche sich als *Halbrassen* und als *Mittelrassen* unterscheiden lassen. Sowohl die Buntblättrigkeit als die gefüllten Blumen weisen diese beiden Rassen auf, und dasselbe gilt von den Verbänderungen, den Zwangsdrehungen und vielen anderen sogenannten Monstrositäten[1]). Der vierblätterige Klee liefert eins der bekanntesten Beispiele; am häufigsten findet man die seltenen Vierkleeblätter als anscheinend zufällige Abweichungen, bisweilen aber bilden sie Rassen, in denen sich fast auf jedem Individuum und oft in überwiegender Menge die aus vier, fünf oder mehr Blättchen zusammengesetzten Blätter vorfinden. Jene seltenen Fälle gehören der Halbrasse, diese häufigeren aber der Mittelrasse an (a. a. O. S. 435—449).

Genau so verhält es sich bei der Tricotylie. Die gewöhnlichen Fälle des Vorkommens gehören den Halbrassen an, daneben gelang es mir aber bei einigen wenigen Arten auch die Mittelrasse aufzufinden und zu isoliren. Eine solche Mittelrasse zeichnet sich dadurch aus, dass sie etwa zur Hälfte tricotyle und zur anderen Hälfte dicotyle Individuen hervorbringt, während sie sich durch Auslese meist leicht so weit verbessern lässt, dass die Nachkommenschaft einzelner Samenträger fast nur aus tricotylen Keimen besteht.

Die morphologische Reihe umfasst zahlreiche Stufen. Die Uebergänge zwischen den tricotylen Keimen und den normalen bilden diejenigen mit einem gespaltenen Samenlappen, die Hemitricotylen. Die Spaltung kann aber jeden Grad der Tiefe erreichen, von einer kaum sichtbaren Einbuchtung an der Spitze bis zu einer tricotylen Pflanze, an der die zwei zusammengehörigen Keimblätter noch tief am Grunde ihrer Stiele verbunden und dadurch einander etwas mehr genähert sind. Diese ganze Reihe der Hemitricotylen betrachte ich als Minusvarianten der Spaltungseigenschaft, welche erst in den Keimlingen mit drei gleichwerthigen und in gleichen gegenseitigen Entfernungen stehenden Keimblättern ihre normale Ausbildung erreicht. Den bekannten Gesetzen der fluctuirenden Variabilität entsprechend pflegen diese Minus-Varianten und nament-

1) Sur les courbes galtoniennes des monstruosités, *Opera V*, S. 570; Over de erfelykheid der fasciatiën, *Opera V*, S. 442; On Biastrepsis in its relation to cultivation, *Opera VI*, S. 153.

lich diejenigen mit sehr geringer Gabelung seltener zu sein als die echten Tricotylen.

Als Plus-Varianten derselben Reihe ergeben sich die Keimlinge, an denen die *beiden* Samenlappen mehr oder weniger tief gespalten sind. Hier giebt es wiederum alle Uebergänge zu Keimpflänzchen mit vier anscheinend normalen Cotylen. Durch diese Hemitetracotylen führt die Reihe somit zu den Tetracotylen. Und in derselben Weise leiten weitere Gabelungen zu Pentacotylen und zu Hexacotylen hinüber. Aber auch diese Formen sind selten, um so seltener, je weiter sie sich vom mittleren Typus, dem der reinen Tricotylie, entfernen.

Vollständige Reihen von den Dicotylen bis zu den Tetracotylen geben meine Mittelrassen bei etwas grösseren Aussaaten regelmässig (z. B. *Helichrysum compositum*). Seltener sind selbstverständlich die Uebergänge zu den Pentacotylen (z. B. *Papaver Rhoeas*), und es bedarf Hunderttausender von Keimen oder eines glücklichen Zufalles, um in der Plus-Richtung der Variation noch weiter zu kommen.

Man könnte geneigt sein, die Hemitricotylen für Bastarde zwischen den Dicotylen und den Tricotylen zu halten. Ich habe hierüber besondere Versuche gemacht und gefunden, dass dem nicht so ist. Die betreffenden Bastarde sind vorwiegend dicotyl; die Bastardsamen enthalten etwas mehr Tricotylen als die reine Halbrasse, aber nicht mehr Hemitricotylen als diesem Gehalte entsprechen würde, also stets nur sehr vereinzelte.

Dass die Hemitricotylen als Minus-Varianten der tricotylen Rasse zu betrachten sind, ergiebt sich aus ihrem Verhalten bei der Fortpflanzung. Denn ihre Samen enthalten nach isolirter Blüthe in der Regel mehr Tricotylen als Hemitricotylen, und auch bei wiederholter Auslese lässt sich die Hemitricotylie nicht von der Tricotylie unabhängig machen (*Amarantus speciosus*). Dasselbe gilt von den Tetracotylen; diese ergeben sich in ihrer Nachkommenschaft höchstens als etwas bessere Erben der tricotylen Rasse, sind aber nicht besser im Stande, ihren eigenen Typus zu wiederholen (*Amarantus*, *Helichrysum*). Ebensowenig erhält man je eine Aussaat, welche bei reichem Gehalte an Tricotylen nur diese und nicht gleichzeitig auch Hemitricotylen enthalten würde.

Ich komme jetzt zu der *Methode, tricotyle Mittelrassen aufzufinden und zu isoliren.* Diese ist eine sehr einfache, sie erfordert nur sehr umfangreiche Aussaaten. Ich habe solche zu wiederholten Malen mit diesem Zweck gemacht und namentlich im Frühling 1895. Man sät von Samen der gewöhnlichen Grösse je etwa 20 g und er-

hält nahezu 10 000 Keimpflanzen. Bei grösseren Körnern kann man mit weniger Exemplaren zufrieden sein, bei feineren Samen beschränkt man sich auf eine entsprechende Menge. Viele Arten von käuflichen Samen geben nun bei dieser Probe keinen einzigen oder nur ganz vereinzelte tricotyle Keimlinge; in solchen Fällen hat man keine oder doch keine genügende Aussicht, auf eine Mittelrasse, höchstens ist die Halbrasse vorhanden. Unter 40 geprüften Arten gaben aber zehn ein besseres Ergebniss, indem auf etwa 10 000 Keimlingen 10—20, in einzelnen Fällen sogar noch mehr Tricotylen vorhanden waren. So z. B. bei *Chrysanthemum inodorum plenissimum* sogar 3,5 %. Ist solches der Fall, so kann man nach meiner Erfahrung auf das Vorhandensein einer Mittelrasse rechnen.

Es kommt dann nur noch darauf an, sie zu isoliren. Die Aussaat ist eine Mischung, sie enthält nicht nur die gesuchte Rasse, sondern daneben auch die Halbrasse und ferner die Bastarde dieser beiden, sowie die Nachkommen der Bastarde früherer Generationen. Man muss also eine Wahl treffen. Aber an den Keimlingen kann man nicht sehen, zu welcher Gruppe sie gehören. Denn die Mittelrasse besteht, abgesehen von hier wohl noch nicht vorhandener Auslese, zu etwa gleichen Theilen aus dicotylen und tricotylen Keimen, während die Halbrasse und die Bastarde vorwiegend dicotyl sind und nur einige wenige Procente von Tricotylen enthalten. Mit Sicherheit ist also eine Wahl noch nicht zu machen; aus dem Gesagten geht aber hervor, dass unter den tricotylen Keimen verhältnissmässig mehr Individuen der Mittelrasse vorkommen werden, als unter den dicotylen. Man wählt also nur die ersteren.

Eine weitere Entscheidung giebt dann die Nachkommenschaft der einzelnen Individuen. Man lässt sie möglichst isolirt blühen und erntet für jedes Exemplar die Samen besonders. Diese sät man im nächsten Frühling und zählt auf 300—400 Keimlingen den Gehalt an Tricotylen aus. Hat man solches z. B. für 20—30 ausgewählte Individuen gemacht, so findet man in der Regel, dass die meisten unter ihnen nur 1 % oder doch nur wenig mehr tricotyle Keime enthalten. Daneben kann es aber einzelne Individuen mit einem höheren Gehalt geben. So fand ich z. B. bei *Clarkia pulchella* eine Pflanze mit 16 %, bei *Phacelia tanacetifolia* mit 14 %, bei *Papaver Rhoeas* mit 20 % und bei *Helichrysum compositum* sogar mit 41 % Erben. Solche Individuen sind Vertreter der gesuchten Mittelrasse, die übrigen gehören der Halbrasse an oder sind Bastarde; ihre ganze Ernte ist zu verwerfen. Nur von den besten Samenträgern pflanzt man aus.

In meiner „Mutationstheorie“ habe ich aus einander gesetzt, dass man beim Aufsuchen von neuen Varietäten oder von Anomalien, falls man die Mittelrasse überhaupt findet, von ihr in der Regel zunächst Minus-Varianten bekommt (Bd. I, S. 412ff.), dass man aber durch Isolirung von diesen leicht zu dem mittleren Werthe der neuen Rasse und durch weitere Auslese zu einer Verbesserung über diesen Werth hinaus gelangt. Genau so verläuft der Process der Isolirung der tricotylen Mittelrassen. Als ich die Kinder der besten Samenträger der hier erwähnten Arten (also im Jahre 1896) wiederum blühen und ihre Samen reifen liess, erhielt ich sofort Erbzahlen[1]), welche dem Mittelwerth der gesuchten Rasse entsprachen. Diese waren für *Helichrysum* 51 %, für *Papaver* 56 %, für *Phacelia* 58 % und für *Clarkia* 64 %. Daraus ergab sich, dass die anfängliche Wahl eine glückliche gewesen war und ich richtig ein Exemplar der Mittelrasse aus der käuflichen Samenprobe herausgenommen hatte.

War die Bestäubung eine reine oder sind die Folgen etwaiger Fremdbestäubung durch die Auslese beseitigt worden, so ist man jetzt im Besitz der reinen Mittelrasse. Diese ist, wie Mittelrassen im Allgemeinen, höchst variabel und für die Cultur, namentlich aber für die Auslese, in hohem Grade empfindlich. Wählt man somit die Pflanzen mit den höchsten Erbzahlen aus, so kommt man rasch zu wesentlichen Verbesserungen. Diese erreichten schon in der nächsten Generation bei einzelnen Individuen von *Clarkia* 79 %, von *Papaver* 75 % und von *Phacelia* 90 %. Viel weiter kommt man aber nicht leicht, namentlich habe ich nur höchst selten Samenproben gesehen, welche ausschliesslich aus Tricotylen (im weiteren Sinne, also mit ihren fluctuirenden Varianten) bestanden.

Nicht immer gelingt die Isolirung so rasch. Man kann es ja treffen, dass unter den aus der käuflichen Samenprobe ausgesuchten Tricotylen zufällig nur Exemplare der Halbrasse oder Bastarde sind. Namentlich kann solches leicht der Fall sein, wenn man eine zu geringe Anzahl von Tricotylen ausgepflanzt hat. Glücklicherweise haben die Bastarde im Mittel eine etwas höhere Erbzahl als die Halbrasse, und wird man somit bei der Wahl der höchsten Erbzahlen wohl stets einige von ihnen treffen; ferner können sie sich in ihren Nachkommen spalten[2]), und aus den Spaltungsproducten kann man

---

1) Als Erbzahl bezeichnet man den procentischen Gehalt der Ernte eines einzigen Individuums an Erben, d. h. an Pflanzen, welche die fragliche Eigenschaft der Mutter wiederholen, also hier den Gehalt an Tricotylen.

2) *Opera VI*, S. 296. Weitere Angaben hierüber behalte ich mir vor.

die Mittelrasse dann isoliren. Es bedarf dann selbstverständlich einer, bisweilen zweier oder mehrerer Generationen mehr, aber schliesslich erreicht man das Ziel doch. So erhielt ich in 5—6 Generationen tricotyle Mittelrassen, deren Mittelwerth etwas oberhalb 50 % lag, deren höchste Erbzahlen aber die folgenden waren: *Antirrhinum majus* 79 %, *Cannabis sativa* 90 %, *Mercurialis annua* 92 %. In derselben Weise gelang es mir, noch einige weitere tricotyle Rassen zu isoliren[1]).

Hat man die Rasse isolirt und gereinigt und durch Zuchtwahl möglichst verbessert, so bringt sie dennoch jährlich mehr oder weniger zahlreiche dicotyle Keime, also Atavisten, hervor. Diese Atavisten sind aber nur im morphologischen Sinne Rückschläge auf die Stammform. Denn in Bezug auf ihre Erbzahlen weichen sie nur wenig von den echten „Erben" ab. Als ich z. B. von *Clarkia pulchella* die dicotylen und tricotylen Kinder derselben Mütter getrennt auspflanzte, gaben die ersteren im Mittel 30 % Tricotylen, während die letzteren im Mittel deren 49 % hatten. Die besseren Atavisten (mit etwa 60 % Tricotylen in ihren Samen) waren dabei bessere Erben als das Mittel aller Tricotylen (49 %). Die Atavisten sind also eigentlich nur die extremen Glieder in der Variationsreihe der Tricotylen, sie sind äusserlich den normalen Dicotylen gleich, durch ihre Erbzahl aber principiell von diesen verschieden.

Es ist oben mitgetheilt worden, dass bei Weitem nicht alle Samenproben tricotyle Mittelrassen enthalten. Ich komme also jetzt zur Besprechung derjenigen Arten, bei denen solches in meinen Versuchen nicht der Fall war. In erster Linie sind hier *Oenothera Lamarckiana* und ihre neuen Abkömmlinge zu nennen. Die mannigfachen Vortheile, welche diese Pflanzen für Culturversuche bieten, waren Ursache, dass mir früher sehr wesentlich daran lag, wenigstens von einer unter ihnen eine tricotyle Mittelrasse zu bekommen. Alle meine Versuche in dieser Richtung sind ohne Erfolg geblieben, und ebenso geringe Aussicht boten die verwandten älteren Arten. Erst durch einen Zufall habe ich später eine solche Mittelrasse erhalten und zwar von einer bis jetzt noch nicht beschriebenen Art. Ich beschränke mich hier auf die Mittheilung meiner Versuche mit *Oenothera rubrinervis* (Mutationtheorie I, S. 231), da ich diese am längsten fortgesetzt habe.

1) *Helianthus annuus syncotyleus* (*Opera V*, S. 510) ist eine syncotyle Mittelrasse, welche sich genau so verhält wie die im Text besprochenen tricotylen Rassen. Ihre Erbzahlen erreichen eine entsprechende Höhe.

Im Frühling 1892 zeigte die *Oenothera rubrinervis* auf vielen Tausenden von Keimlingen einige wenige Tricotylen, von denen ich die 22 kräftigsten aussuchte und an einer isolirten Stelle blühen liess. Die Samen, für die einzelnen Individuen besonders geerntet und ausgesät, gaben meist nur 0—1 %, in fünf Fällen etwas mehr, aber nur bis zu 2,8 % Tricotylen. Ich habe dann nur von der Mutter mit der höchsten Erbzahl (also 2,8 %) ausgepflanzt und zwar nur die tricotylen Keime und diesen Ausleseprocess durch drei Generationen wiederholt. Der Gehalt an Tricotylen hat dadurch aber nicht zugenommen; er schwankte zwischen 0 und 3 % und überschritt diesen letzteren Werth nur in zwei Fällen in kaum nennenswerther Weise, indem er etwa 3,5 % erreichte. Die in den vier auf einander folgenden Generationen meines Versuches erhaltenen höchsten Erbzahlen waren 2,8—1,1—3,7—2,0 %. Offenbar bot der Versuch keine den oben mitgetheilten Erfahrungen irgendwie entsprechende Aussicht auf die Isolirung einer Mittelrasse. In derselben Weise habe ich mit anderen Arten während vier Generationen die tricotylen Individuen mit der höchsten Erbzahl ausgelesen, aber gleichfalls ohne einen Gehalt von 4 % zu erreichen oder zu überschreiten. So mit *Dracocephalum moldavicum*, *Polygonum Convolvulus*, *Silene conica* und *Spinacia oleracea*. Andere Arten gaben von Anfang an etwas höhere Erbzahlen, aber ohne im Laufe der viermaligen Auslese einen deutlichen Fortschritt zu zeigen. So blieb *Lychnis fulgens* unterhalb 20 % und kam *Pentstemon gentianoides* nicht höher als 15 %.

Selbstverständlich kann man nur bei sehr ausgedehnten Versuchen, wie in denen mit *Oenothera*, behaupten, dass eine tricotyle Mittelrasse im ursprünglichen Samengemisch überhaupt nicht vorhanden war; denn wäre sie in all zu wenigen Individuen vertreten, so würde man sie unter 10000 Keimen vielleicht noch nicht finden. Dagegen ist es nach meinen sonstigen Erfahrungen gewiss, dass die aus solchen Gemischen isolirten Culturrassen reine tricotyle Halbrassen sind.

Solche Halbrassen kann man nun benutzen, um die Frage zu beantworten, ob sich durch Auslese aus ihnen Mittelrassen erhalten lassen. Ich habe solche Versuche mit tricotylen Halbrassen von *Amarantus speciosus* und *Scrophularia nodosa* gemacht, und obgleich ich sie noch keineswegs als abgeschlossen betrachte, so lehrt doch eine neun- bis zehnjährige Cultur, dass, wenn überhaupt die Erzeugung von Mittelrassen durch stetige Selection möglich sein sollte, die Aussicht darauf jedenfalls eine sehr geringe ist.

Meine Cultur von *Amarantus speciosus* dauerte von 1888—1898 durch neun Generationen, wurde dann unterbrochen, jetzt aber wieder fortgesetzt. Die mittleren Erbzahlen schwankten, trotz der stetigen Auslese, zwischen 2 und 4 %, die höchsten meist zwischen 4 und 12 %. Dabei zeigte sich gar kein Fortschritt; das eine Jahr ist selbstverständlich günstiger als das andere, aber die letzten Jahre meines Versuches waren nicht besser, in Bezug auf die Erbzahlen, als die früheren. Im Jahre 1897 versuchte ich durch einen weit grösseren Umfang der Cultur eine bessere Auslese zu ermöglichen und ermittelte die Erbzahlen einzeln für 450 Individuen. Dem zu Folge traten grössere Abweichungen vom Mittel auf, und hatte ich einzelne Individuen mit etwa 25 % Erben. Aber im nächsten Jahre gingen ihre Nachkommen wieder auf die früheren Werthe zurück. Die Halbrasse war somit einfach als constant zu betrachten, ohne Aussicht auf einen anhaltenden Fortschritt.

Einen scheinbar besseren Erfolg gab die zehnjährige Auslese bei *Scrophularia nodosa*. Obgleich diese Art perennirend ist, liefert sie in der Cultur stets im ersten Jahre reichlichen Samen, und kann als einjähriges Gewächs behandelt werden. Während zehn Generationen der Auslese ist der mittlere Gehalt an Tricotylen von 1 % auf etwa 16—19 % gestiegen, und zwar ganz stetig, alljährlich einen geringen Fortschritt zeigend. Dem entsprechend stiegen auch die höchsten Jahres-Erbzahlen; sie erreichten in den beiden letzteren Generationen etwa 25 %.

Vergleicht man diese Zahlen mit denjenigen, welche man erhält, wenn sich eine vorhandene Mittelrasse aus einem Samengemisch isoliren lässt, so fällt der sehr grosse Unterschied sofort auf. Dort nach drei Generationen im Mittel etwa 50 % und als Maximum oft 90 %, hier nach zehn Generationen im Mittel kaum 20, und als höchste Zahl nur etwa 25 %. Dass meine Zucht bis jetzt eine Mittelrasse weder enthielt, noch erzeugte, dürfte also wohl völlig klar sein.

Man könnte die Frage aufwerfen, ob vielleicht doch nicht, z. B. nach einem halben Jahrhundert, das Ziel erreicht werden würde. Sind in zehn Jahren 20 % erzielt worden, so könnten vielleicht sogar weitere zehn Jahre genügen, um bis 50 % zu gelangen. Ich hoffe, dass auch hierüber einmal der Versuch entscheiden wird, doch vorläufig sprechen alle meine Erfahrungen gegen diese Erwartung.

Fassen wir jetzt unsere Ergebnisse kurz zusammen:

1. Es giebt zwei Formen von tricotylen Rassen, die Halbrasse und die Mittelrasse, welche, soweit die Erfahrung reicht, scharf von einander getrennt und constant sind.

2. Beide Rassen bestehen in morphologischer Hinsicht aus den gleichen Individuen; keinem einzelnen Individuum kann man ansehen, zu welcher Rasse es gehört.

3. Die Typen bilden in jeder der beiden Rassen eine continuirliche Reihe, welche von den normalen Dicotylen durch die Keimpflanzen mit einem gespaltenen Samenlappen zu den Tricotylen, von diesen durch jene mit zwei gespaltenen Keimblättern zu den Tetracotylen, und so ferner zu den Penta- und Hexacotylen u. s. w. führt.

4. Unter diesen Typen sind, abgesehen von den Dicotylen, die Tricotylen die häufigsten, die übrigen gruppiren sich um diese herum nach den Gesetzen der fluctuirenden Variabilität.

5. In der Halbrasse sind die Tricotylen und ihre Varianten selten, oft, trotz der sorgfältigsten und wiederholten Auslese, nicht 5 % erreichend. Die Mittelrassen enthalten im Grossen und Ganzen ebenso viele Tricotylen (im weiteren Sinne) als Dicotylen; sie sind für die Auslese sehr empfindlich und bringen es dann nicht selten bis über 90 %.

6. Die Hemitricotylen sind nicht etwa Bastarde zwischen den Dicotylen und den Tricotylen; die Aussaaten künstlich erzeugter Bastarde sind an ihnen nicht reicher als die reinen Rassen.

7. Die Hemitricotylen und die Tetracotylen verhalten sich in Bezug auf ihre Erbzahlen (d. h. den procentischen Gehalt ihrer Samen an Tricotylen und deren Varianten) wie die Tricotylen, höchstens mit geringen Abweichungen vom mittleren Werth der Rassen.

8. Die dicotylen Keimlinge der Mittelrasse sind ihrer Gestalt nach Atavisten. Sie sind aber keine Uebergänge zu der Halbrasse, denn ihre Erbzahlen sind zwar etwas, aber nicht sehr wesentlich niedriger als diejenigen der tricotylen Exemplare derselben Rasse.

9. Die Tricotylen verhalten sich in Bezug auf das Vorhandensein von Halb- und Mittelrassen wie viele andere Anomalien, eignen sich aber, wegen der viel bequemeren Ermittelung der Erbzahlen, für das Studium weit besser als diese.

10. Continuirliche Reihen von Zwischenstufen sind nicht immer sichere Anhaltspunkte für die Beurtheilung der phylogenetischen Verwandtschaft, da durch die transgressive Variabilität ähnliche Reihen entstehen können. In Zweifelfällen hat einerseits die statistische Untersuchung und andererseits die Ermittelung der Erbzahlen einzutreten.

(Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Jahrgang 1902, Band XX, S. 45.)

LA LOI DE MENDEL ET LES CARACTÈRES CONSTANTS DES HYBRIDES.

Les espèces élémentaires et les variétés proprement dites doivent leur origine à des changements essentiellement différents dans les caractères héréditaires des organismes. Ces changements surviennent, dans les cas observés jusqu'ici, d'une manière brusque, et ce sont ces sauts ou secousses que l'on appelle les *mutations.* Les espèces élémentaires naissent au moyen de mutations dites *progressives*; chaque pas dans l'évolution vient ajouter un seul caractère ou une seule unité spécifique aux caractères ou aux unités déjà présents. Chaque nouvelle espèce élémentaire se distingue donc de la forme dont elle est issue, par un seul point; elle possède une unité spécifique de plus que celle-ci. L'évolution entière du monde vivant repose sur l'acquisition successive d'un nombre toujours croissant de ces unités.

Les variétés proprement dites prennent naissance d'une tout autre manière. Ici il n'y a pas d'addition de caractères intrinsèques nouveaux, mais un changement dans l'état d'activité des principes existants. Le cas le plus ordinaire comprend les mutations régressives, dans lesquelles un ou plusieurs caractères sont réduits à l'état latent. La variété se distingue alors extérieurement de son espèce par le manque de quelque organe ou de quelque qualité, par exemple la couleur des fleurs ou des fruits, les poils, etc. Les autres cas comprennent les autres transmutations possibles, par exemple la transition de l'état latent à l'état actif, de l'état semi-latent à l'état semi-actif, etc. Ils peuvent être réunis sous le nom de *mutations dégressives.*

Les espèces systématiques se distinguent ordinairement de leurs alliées autant par des caractères progressifs, que par des marques régressives ou dégressives. Mais cela n'empêche pas de reconnaître la différence essentielle de ces deux types et de désigner les uns comme caractères spécifiques, dans un sens restreint, et les autres comme caractères de variété.

Mes recherches sur les croisements de ces trois types de caractères m'ont conduit aux conclusions suivantes:

1. Les qualités d'origine régressive et dégressive suivant dans les croisements avec les qualités antagonistes la loi de disjonction des hybrides, que j'ai énoncée à la page 205, *Opera VI*, et qui fut longtemps avant établie pour un cas spécial par Mendel. Les expériences consignées dans cette Note avaient rapport à des mutations régressives. Pour les altérations dégressives, je puis y ajouter la tricotylie et la syncotylie, les fleurs striées, le trèfle à cinq feuilles, la polycéphalie des pavots, etc.

2. Les qualités d'origine progressive donnent dans les croisements avec les formes, auxquelles elles manquent, des caractères constants dans les hybrides. Ces caractères ne se disjoignent pas; ils restent les mêmes dans les générations successives. J'ai vérifié ce fait par quatre générations d'un hybride entre les *Oenothera muricata* L. et *Oe. biennis* L., et j'ai étudié à ce point de vue différents autres hybrides, notamment dans le même genre.

En appliquant à ces résultats la dénomination proposée ci-dessus, on peut s'exprimer ainsi: *La loi de Mendel s'applique aux caractères dits de variété, tandis que les caractères spécifiques vrais donnent dans leurs croisements des caractères d'hybrides constants.* Les espèces ordinaires suivent en même temps ces deux types, l'un pour ses qualités progressives, l'autre pour ses qualités régressives et dégressives.

Les résultats des croisements publiés dans les dernières années, par MM. Cuénot, Bateson, Correns, Tschermak et autres, me semblent confirmer cette proposition, et les exceptions apparentes se dissiperont, sans aucun doute, par un examen plus approfondi.

L'explication du principe énoncé peut être trouvée dans la même hypothèse, celle que Mendel a proposée pour la déduction de sa loi. Mendel a supposé que, au moment de la production des cellules sexuelles, les qualités antagonistes sont simplement échangées et que cet échange suit la loi de la probabilité. Mais, pour un échange, il est évidemment nécessaire que chaque qualité trouve son adversaire. Or c'est naturellement le cas pour les différences de nature régressive et dégressive, les deux parents d'un hybride possédant pour le point en question la même particule représentative, mais à des états d'activité différents. Au contraire, les différences d'origine progressive entre deux formes choisies pour un croisement impliquent justement que le principe en question est présent dans l'une et manque dans l'autre. Donc il n'y a pas d'antagonisme et un échange est impossible. Cet échange étant la cause première de la disjonction, ce phénomène ne saurait se produire.

L'échange des particules représentatives et la loi de disjonction s'appliquent, selon toute probabilité, partout où il y a antagonisme de ces particules. En premier lieu, à la fécondation normale, mais aussi aux différences entre les individus causées par la variation fluctuante ou individuelle.

Les propositions énoncées s'appliquent à l'état normal ou immuable des caractères. Dans les périodes de mutabilité les unités spécifiques se trouvent dans un état d'équilibre instable et suivent, pour cette raison, d'autres lois dans leurs croisements.

(2 février 1903).

(Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, T. CXXXVI, 1903, p. 321).

ANWENDUNG DER MUTATIONSLEHRE AUF DIE BASTARDIRUNGSGESETZE.

(Vorläufige Mittheilung.)

Der Satz, dass die sichtbaren Eigenschaften der Organismen aus scharf voneinander unterschiedenen Einheiten aufgebaut sind, führt in der Lehre von der Entstehung der Arten und Varietäten zu einer einfacheren Auffassung der Erscheinungen als die jetzt herrschende Selectionstheorie und zugleich zu einer schärferen Unterscheidung der einzelnen Gruppen von Vorgängen. Dasselbe ist der Fall auf dem Gebiete der Bastardirungen, wo jetzt der Mendel'schen Entdeckung eine übertriebene Bedeutung zugeschrieben wird, und wo, wie Bateson zusammenfassend betont, eine allgemeine Andeutung über die gemeinschaftlichen Züge der Erscheinungen, welche den Mendel'schen Gesetzen folgen, noch völlig fehlt, und es sogar unbekannt ist, ob es solche gemeinschaftliche Züge überhaupt gibt oder nicht[1]).

In erster Linie haben wir einen Unterschied zu machen zwischen den Variations- und den Mutationsmerkmalen, oder wie Tschermak es ausdrückt, zwischen den *variativen* und den *mutativen* Unterscheidungsmerkmalen[2]). Die variativen Kennzeichen sind die Abweichungen vom Mittel der einzelnen Eigenschaften und gehorchen den statistischen Gesetzen Quetelet's; sie sind in jeder grösseren Gruppe von Individuen in den verschiedensten Graden ausgebildet. Die mutativen Merkmale unterscheiden die Individuen gruppenweise ohne Zwischenstufen, oder doch nur mit scheinbaren Uebergängen; sie bilden die Differenzen zwischen den einzelnen Arten und Varietäten.

Die mutativen Merkmale entstehen nach meiner Auffassung *stossweise*. Und zwar nach zwei prinzipiell verschiedenen Modalitäten. Der Fortschritt im Stammbaum beruht auf die Entstehung neuer Eigenschaften, die ganze bereits in einem Organismus vorhandene Anzahl wird dabei um eine neue Einheit vermehrt, und zwar im allgemeinen bei jedem einzelnen Schritt um eine einzelne Anlage.

---

1) W. Bateson, Mendel's Principles of heredity, 1902, S. 33.

2) Erich Tschermak, Der gegenwärtige Stand der Mendel'schen Lehre. Zeitschr. für das landw. Versuchswesen in Oesterreich, 1902.

Solche Mutationen nenne ich progressive. Daneben kommt es aber auch vor, dass eine bereits vorhandene Anlage in Bezug auf ihre Aktivität aus einem Zustande in einen anderen übergeht. Ganz gewöhnlich ist z. B. der Fall, dass sie aus dem aktiven Zustande austritt und latent wird, und in dieser Weise entstehen eine sehr grosse Anzahl von Varietäten, welche sich ihrer Art gegenüber durch den Mangel der Blüthenfarbe, der Behaarung, Bewaffnung oder durch die Latenz irgend einer anderen Eigenschaft auszeichnen. Ich nenne diese Fälle *retrogressive Mutationen.* Andererseits können auch latente Eigenschaften aktiv werden, oder es können die semi-latenten Merkmale der Halbrassen in die semi-aktiven der Mittelrassen übergehen u. s. w. Diese bis jetzt noch wenig studirte Gruppe von Fällen fasse ich einstweilen als *degressive* Mutationen zusammen. (Vgl. meine *Mutationstheorie*, Bd. I, S. 424, 455, 460, 463 u. s. w., sowie Bd. II, Abschn. IV).

Durch progressive Mutationen entstehen die elementaren Arten, durch retrogressive und degressive die echten Varietäten (l. c. S. 455 bis 456). Die retrogressiven Varietäten kann man wegen der scharfen Trennung von ihrer Art auch *constante*, die degressiven wegen ihrer grossen und oft transgressiven Variabilität auch *inconstante Varietäten* nennen.

Auf dem Gebiete der Bastardirungen lassen sich gleichfalls zwei grosse Gruppen von Erscheinungen unterscheiden, wenn wir einstweilen von der Kreuzung variativer Merkmale absehen. Die eine umfasst die sogenannten constanten Bastardeigenschaften. Kommen diese rein, d. h. nicht mit Merkmalen der zweiten Gruppe zusammen bei einer Kreuzung vor, so entstehen Bastardrassen, welche in ihren Nachkommen sich selber gleichbleiben, und welche, wie bereits Kerner von Marilaun für eine Reihe wildwachsender Formen nachwies, von echten Arten oft nicht oder kaum zu unterscheiden sind. Die zweite Gruppe umfasst die spaltungsfähigen Eigenschaften; die Nachkommen der Hybriden sind hier unter sich ungleich, die einzelnen Eigenschaften trennen sich und verbinden sich in den am besten untersuchten Fällen nach den von Mendel für Erbsen aufgestellten Formeln. Es lassen sich in dieser Gruppe wiederum zwei Unterabtheilungen unterscheiden, je nachdem die beobachteten Zahlenverhältnisse klar und ohne weiteres auf jene Formeln passen, oder infolge verschiedenen Umstände sich ihnen nur mehr oder weniger deutlich anschliessen.

Meine Untersuchungen lehren nun, *dass diese Hauptgruppen der Bastardirungsvorgänge mit den oben unterschiedenen Typen der*

Mutationen zusammenfallen. Und zwar lassen sich die folgenden Sätze aufstellen:

Satz I. *Den retrogressiven Mutationen entsprechen die typischen Mendel-Kreuzungen.* Hierher gehören die Latenz der Farben der Blüthen, der Früchte, der Samen und des Laubes, die Latenz der Behaarung und Bewaffnung, die mangelnde oder mangelhafte Ausbildung der Stärke in den Samen, der teilweise Verlust des unterständigen Fruchtknotens u. s. w. (*Mutationstheorie* II, S. 146).

Satz II. *Den degressiven Mutationen entsprechen die übrigen Mendel-Kreuzungen.* Der Nachweis der Gültigkeit der Mendel'schen Formeln ist hier meist mehr oder weniger erschwert. Namentlich in den Fällen der transgressiven Variabilität, wenn also die mutativen Merkmale der beiden Eltern eines Bastardes zwar scharf getrennt sind, die fluctuirende Variabilität dieser Eigenschaften aber einzelne und oft viele Individuen die Grenzen der beiden Typen überschreiten lässt. Denn man kann es dann dem einzelnen Exemplare nicht ansehen, zu welchem Typus es gehört, und es leuchtet ein, dass die Zählungen dadurch ganz bedeutend an Schärfe verlieren. In meinem Aufsatz über die *tricotylen Rassen* habe ich dieses Prinzip näher begründet[1]). In solchen Fällen ist es sehr schwer, unter den Nachkommen der Hybriden die Individuen mit dem rezessiven Merkmal von den dominantmerkmaligen zu trennen. Dennoch gelingt es, wenn auch bisweilen auf Umwegen, die Giltigkeit der Mendel'schen Formeln nachzuweisen. Als Beispiele führe ich zunächst die Tricotylie selbst an (*Antirrhinum majus, Cannabis sativa, Papaver Rhoeas*). Ferner die Synkotylie von *Helianthus annuus*, die gestreiften Blüthen (*Antirrhinum majus*), die Pleiophyllie (*Trifolium pratense quinquefolium*), die bunten Blätter (*Oenothera Lamarckiana*), die gefüllten Blumen (*Papaver somniferum*), die Polycephalie des Mohnkopfes, u. s. w.[2]).

Satz III. *Den progressiven Mutationen entsprechen die constanten Bastardeigenschaften.* Einen sehr typischen hierher gehörigen Fall bildet der Bastard von *Oenothera muricata* und *O. biennis*, den ich in vier Generationen cultivirt und durchaus constant gefunden habe[3]).

Eine Reihe weiterer Beispiele werde ich theils nach eigener Er-

1) *Opera VI*, S. 340.

2) Für die ausführliche Beschreibung dieser Versuche, sowie für die weiteren Beispiele vergleiche man die demnächst erscheinende fünfte Lieferung meiner Mutationstheorie (Leipzig, Veit & Comp.).

3) *Opera VI*, S. 297.

fahrung, theils nach den Beobachtungen anderer in der nächsten Lieferung meiner *Mutationstheorie* zusammenstellen. Die Anzahl der bekannten constanten Bastardrassen ist aber vorläufig noch eine kleine, weil in den meisten bisher ausgeführten Kreuzungen neben den progressiv-mutativen Unterscheidungsmerkmalen der Eltern auch retrogressiv-mutative und oft auch degressive vorhanden sind. Und in solchen Fällen spalten sich die Nachkommen der Hybriden in einigen Kennzeichen, während sie in anderen constant bleiben.

Fassen wir diese Sätze kurz zusammen, so können wir sagen: *Bei Kreuzungen geben einseitig fehlende Anlagen Veranlassung zu constanten Bastardeigenschaften, während beiderseits, aber in verschiedenen Zuständen der Aktivität vorhandene Anlagen spaltungsfähige Bastardmerkmale geben.*

Macfarlane hat für die Kreuzungen, bei denen eine Anlage in einem der beiden Eltern vorhanden ist, in dem anderen aber fehlt, die Bezeichnung *unisexuelle* eingeführt[1]). Dem entsprechend kann man die Anlagen, welche beiderseits vorhanden sind, aber in verschiedenen Zuständen der Aktivität vorkommen, *bisexuelle* nennen. Unter Anwendung dieser Bezeichnungen können wir also sagen, dass in Bezug auf die einzelnen Eigenschaften unisexuelle Kreuzungen constante Bastardeigenschaften geben, während bisexuelle den Mendel'schen Spaltungsgesetzen folgen.

Die einfachste Form erreichen wir aber für unseren Satz, wenn wir die oben angeführte Unterscheidung von elementaren Arten und Varietäten auf die einzelnen Merkmale anwenden. Wir nennen dann die progressiv entstandenen Eigenschaften Artmerkmale, die retrogressiv bezw. degressiv entstandenen aber Varietätmerkmale. Unser Satz lautet dann:

Die Mendel'schen Gesetze gelten für Varietätmerkmale, während Artmerkmale bei Kreuzungen constante Bastardeigenschaften liefern.

Dabei ist aber zu berücksichtigen, dass systematische Arten von ihren Verwandten ganz gewöhnlich theilweise durch Artmerkmale, theilweise aber auch durch Varietätmerkmale unterschieden sind. In sehr vielen systematischen Arten kann ja der ursprüngliche, progressiv entstandene Typus ausgestorben sein, während eine oder mehrere, aus diesem retrogressiv hervorgegangene Formen noch vorhanden sind. So ist z. B. *Lychnis vespertina* meiner Ansicht nach eine weiss blühende Varietät einer ausgestorbenen rothblüthigen

1) J. M. Macfarlane, The Minute structure of plant hybrids. Transactions Roy. Soc. Edinburgh, 1892.

Art. Kreuzt man nun solche Formen mit verwandten Arten, so können *gemischte Bastarde* entstehen, welche in Bezug auf die progressiv entstandenen Merkmale der Eltern constant sind, in Bezug auf die retrogressiv entstandenen Differenzpunkte aber sich den Mendel'schen Formeln fügen.

Der ausgesprochene Satz ist aus dem Studium der älteren Literatur und aus meinen eigenen Erfahrungen abgeleitet. Die in den beiden letzten Jahren von Correns, Tschermak, Bateson, Cuénot[1]) und anderen veröffentlichten Ergebnisse stimmen, sowohl auf zoologischem als auf botanischem Gebiete in den klaren Fällen mit meiner Ansicht überein[2]). Doch gibt es noch Ausnahmen, welche aber voraussichtlich bei näherer Prüfung sich wohl als nur scheinbar ergeben werden[3]). Auch sind manche Erscheinungen, welche bisher als Ausnahmen bezeichnet wurden, eigentlich nur spezielle Fälle des allgemeinen Gesetzes[4]).

Der Gegensatz zwischen den constanten und den spaltungsfähigen Eigenschaften der Bastarde hat somit seinen Grund in dem gegensätzlichen Verhalten der inneren Eigenschaften in den beiden Eltern. Mendel hat bereits gezeigt, dass die einfachste Erklärung der von ihm beobachteten Erscheinungen durch die Annahme gegeben ist, dass bei der Entstehung der Sexualzellen der Bastarde die Anlagen paarweise gegen einander ausgetauscht werden. Für einen solchen Austausch ist es erforderlich, dass jede im einen Elter des Bastardes vorhandene Anlage in dem andern eine ihr antagonistische findet. Nun ist es klar, dass nicht jede zwei beliebige Anlagen zweier Arten oder Varietäten ein solches Paar von Antagonisten bilden können. Im Gegentheil muss der Antagonismus in der Natur der Anlagen selbst begründet sein. Und da lässt sich zeigen, dass für diesen Antagonismus die Bedingung ist, dass *dieselbe Anlage* in beiden Eltern, wenn auch in verschiedenen Zuständen der Aktivität vorhanden sei[5]). Denn bei der normalen Befruchtung werden ja offenbar nur gleichnamige Anlagen gegen einander ausgetauscht. Und hieraus ergibt sich ferner, *weshalb die retrogressiv*

1) L. Cuénot, La loi de Mendel et l'hérédité de la pigmentation chez les souris. Arch. Zool. expérim. et générale No. 2, 1902.

2) Eine sehr ausführliche Liste der Einzelfälle geben W. Bateson und E. R. Saunders, Experimental studies in the physiology of heredity, Journ. Royal Society 1902, S. 139 ff.

3) C. Correns, Ueber scheinbare Ausnahmen von der Mendel'schen Spaltungsregel für Bastarde. Berichte d. d. Botan. Gesell., Bd. 20, S. 159.

4) C. Correns, Ueber Levkoyenbastarde. Botan. Centralbl., Bd. 84, 1900.

5) Vergl. die demnächst erscheinende Lieferung meiner Mutationstheorie.

und *die degressiv entstandenen Differenzpunkte den Mendel'schen Spaltungsgesetzen folgen.*

Bei progressiv entstandenen Eigenschaften ist offenbar der erwähnten Bedingung nicht genügt. Im einfachsten Fall unterscheidet sich hier der eine Elter eines Bastardes von dem andern gerade dadurch, dass er eine innere Eigenschaft, eine sogenannte Anlage, mehr besitzt als jener. Diese Eigenschaft findet dann bei der Kreuzung keinen Antagonisten. *Sie liegt im Bastard ungepaart. Sie kann nicht ausgetauscht werden* und somit keine nach Mendel's Formeln spaltbaren Bastardmerkmale geben. Wenn die übrigen Anlagen ausgetauscht werden, erfährt sie vermutlich oft eine vegetative Teilung; wenigstens deutet die Konstanz in den auf einander folgenden Generationen solcher Bastarde vorläufig darauf hin. Die damit verbundenen Abweichungen von dem normalen Verhalten werden voraussichtlich später zu einer Erklärung der verminderten und oft fehlenden Fruchtbarkeit so vieler Hybriden führen.

Die Mendel'schen Kreuzungen schliessen sich meiner Ansicht nach sehr eng an die Vorgänge der normalen Befruchtung und somit auch an die Kreuzungen variativer Merkmale an. Es drängt sich die Vermutung auf, dass die Gesetze für diese grossen Gruppen von Erscheinungen dieselben sind. Nur treten uns die Vorgänge bei der Bastardirung von Varietäten leicht und klar vor die Augen und sind die Gegensätze der dominirenden und der rezessiven Merkmale vielfach bequem und scharf zu beobachten. Bei der normalen Befruchtung entziehen sich die Vorgänge des Austausches der Anlagen, falls ein solcher stattfindet, offenbar um so mehr der Beobachtung, je geringer die Differenz zwischen den beiden Eltern ist. Und bei grösseren Differenzen, d. h. also bei der Kreuzung variativer Merkmale, sind die Schwierigkeiten der Beobachtung noch immer so grosse, dass es vielleicht noch lange Zeit dauern wird, ehe es möglich sein wird, die Gültigkeit der hier aufgestellten Erklärung experimentell zu beweisen. Doch lassen sich offenbar von einer Anwendung des Mendel'schen Prinzips auf dem Gebiete der fluctuirenden Variabilität manche wichtige Fingerzeige für weitere Untersuchungen erwarten.

Die im obigen angeführten Sätze gelten nur für den normalen, immutabelen Zustand der Eigenschaften. Befinden sich die Pflanzen aber in einer Mutationsperiode, so verhalten sich die betreffenden Eigenschaften bei den Kreuzungen ganz anders. Sie befinden sich

dann eben in einer labilen Gewichtslage, und deshalb können leicht Störungen eintreten.

Diese Mutationskreuzungen habe ich in meiner Mutationsgruppe der *Oenothera Lamarckiana* ausführlich studirt und das wichtigste darüber bereits in meinem Aufsatze über die erbungleichen Kreuzungen, von denen sie einen der auffallendsten Typen bilden, mitgetheilt[1]). Sie geben constante Bastardeigenschaften, aber in der Regel ist die erste Generation der Bastarde keine einförmige, sondern wiederholt sie die beiden elterlichen Typen neben einander. Die progressiv entstandenen Formen (*Oenothera gigas, Oenothera rubrinervis* u. s. w.) scheinen sich dabei nicht wesentlich anders zu verhalten als die retrogressiv gebildeten (*Oenothera nanella*). Doch sind meine Untersuchungen über diesen Punkt noch nicht abgeschlossen.

Die Eigentümlichkeit dieser Mutationskreuzungen bedingt es, dass man in den Bastardirungen ein Mittel hat, um zu entscheiden, ob bei einer gegebenen Pflanze eine Eigenschaft im mutabelen Zustande oder in fester Gleichgewichtslage vorhanden ist. Und vielleicht wird manche angebliche Abweichung einer Bastardgruppe von dem normalen Verhalten in solcher Weise zur Entdeckung von Mutationsvorgängen führen können. Auch lässt sich in dieser Weise, wenigstens mit grosser Wahrscheinlichkeit, das Aufhören einer beobachteten Mutationsperiode nachweisen. So fand ich z. B., dass *Oenothera rubrinervis*, welche in meinen Culturen nie durch Mutation *Oenothera nanella* hervorgebracht hat, bei Kreuzung mit dieser letzteren auch nicht den Gesetzen der Mutationskreuzungen folgt, sondern sich dem Typus der Mendel'schen Bastarde anschliesst. Sogar eine und dieselbe Nanella-Pflanze verhält sich gegenüber der *Oenothera rubrinervis* anders als gegenüber der *Oenothera Lamarckiana;* mit jener giebt sie spaltungsfähige Bastarde, mit dieser aber eine zweiförmige erste Generation, deren Glieder in ihren Nachkommen constant sind. Es entscheidet somit über den Erfolg der Kreuzung in diesem Falle nicht die Nanella-Anlage in den Nanella-Pflanzen selbst, sondern die Frage, ob die antagonistische Anlage in dem andern Elter mutabel oder immutabel ist.

---

1) *Opera VI,* S. 295.

(Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Jahrgang 1903, Band XXI, S. 45.)

ON ATAVISTIC VARIATION IN OENOTHERA CRUCIATA.

After *Oenothera Lamarckiana* had shown itself to be a very proper material for the study of the mutations by which new species suddenly arise from old ones, I was naturally led to investigate whether in other plants similar mutations might not be met with. For it is clear that the phenomena shown by Lamarck's evening primrose are of prevailing interest only if they may be taken as an instance of a general rule. The other species of the same genus were of course the first to receive attention. Most of these showed no signs of being fit for a study along the same lines, while on the other hand one, *Oenothera cruciata*, was found to be inconstant in the very character to which it owes its name. At least the plant which is cultivated under this name in European botanical gardens is variable in this regard.

In proposing to bring the results of my experimental cultures of this plant before the readers of this journal, my aim is principally to direct their attention to any deviations which the species of the above-named genus might show in their native localities. For it is of undoubted interest to the study of mutability to know whether the variability which *Oenothera cruciata* displays with us is also met with in America, in those parts where the plant grows wild. The allied forms, such as *O. biennis* and *O. muricata*, should be tested in the same direction. Any deviations from the original types should be carefully observed and if possible perpetuated by seeds. Wherever such deviations are found the question would have to be answered whether the general type of the locality possesses the power of again producing this deviation, and perhaps others too, in succeeding years.

Oenothera cruciata Nutt. or *Onagra cruciata* (Nutt.) Small, as it is also called, has been described and figured in Britton and Brown's "Illustrated Flora of the Northern United States, Canada and the British Possessions" (2: 485. 1897). It is a rare plant, found wild from Vermont to New York and Massachusetts, and ascends to 2,000 feet in the Adirondacks. It is described as being annual and flowering from August to October. It may readily be recognized, even without flowers, by the narrowly oblong or oblanceolate leaves

and the purple color of the nerves and the stem. The flowers are as small as those of *O. muricata*, but the spikes are much more slender and the fruits are less broad. In all these characters the European plants correspond exactly with the description given by Britton and Brown. The petals of the American type are linear instead of being broad and obcordate as in the allied species.

As yet I have not had an opportunity to cultivate the original wild species, but I hope to be able to do so next year, as I have obtained seeds from the Adirondacks through the kindness of Dr. D. T. MacDougal, of New York, and Dr. B. L. Robinson, of Cambridge, Mass[1]).

Dr. MacDougal had also the kindness to ask Dr. Britton about an eventual variability of the petals, but the celebrated author of the Illustrated Flora informed him that *Oenothera cruciata does not make broad petals* in America.

This is the essential point. For in all the cultures I have as yet been able to make from seeds of this species, sent to me from different botanical gardens in Europe, I found the form of the petals to be varying in a high degree, so as to reach, in many individuals, the same outline as is presented by the petals of the allied species, *O. biennis*, *O. muricata* and others.

For this reason, I presume that our plants are not the typical *O. cruciata* of Nuttall, but a variety, which perhaps has been produced from it in Europe. Therefore I have called my plants *O. cruciata varia*, merely in order to distinguish them from the pure species. How this variety may have originated of course I do not know. Two possibilities present themselves. The one is by mutation, in the same way as many of our ordinary varieties of garden plants have been produced, the other is by crossing, which is perhaps a still more common source of new garden varieties.

Both possibilities seem to me to be of some interest, since they bear directly on the great question of the internal causes of inconstancy in general. For in my variety the petals do not vary according to Quetelet's law, about a mean, which lies somewhere between the obcordate and the linear form, producing petals of which the majority do not essentially differ from this mean, whilst the extremes are very rare. Quite on the contrary, the obcordate and the linear

---

1) Seeds from different localities would be always very welcome to me, as the plant may be in a mutable state in some districts, while it is not so in others.

petals seem to be two alternating types only united by rare intermediate steps.

In case my variety originated by a mutation, we would therefore have an imperfect one, producing the new type only in part of the individuals and remaining true or returning to the pure form of *Oenothera cruciata* in the others. In many points this case would be analogous to that of *Oenothera scintillans*, which originated in my garden from *O. Lamarckiana*, but which, though artificially pollinated with its own pollen, returns in each generation in often a relatively large part of the individuals to the original type.

In case my variety originated by a cross, it should first be remarked that the supposed hybrid is not intermediate between *O. cruciata* and some allied species, but that it has, as far as I can judge, all the characters of the former, the constancy in the form of the petals excepted. I have endeavored to show in my "Mutations-theorie" (Part II, p. 100) that *O. muricata* is probably the only species which could have given such a hybrid with the *O. cruciata.* Now it is clear that having once obtained seeds from the original and constant *O. cruciata,* I possess the materials to bring about this crossing and also those with other allied species, and to try whether it will be possible to get an inconstant hybrid in this way. I propose to do so, but from what I know of my *O. cruciata varia* and of the hybrids I have made of it with more than one other species, it is very improbable that the hybrid *O. cruciata* × *O. muricata* will be as a rule inconstant. It is far more probable that it will exhibit the dominant character, which must be the broad petals, and either give a constant progeny with this feature or split up according to Mendel's laws. I take the broad petals to be phylogenetically older than the linear ones, because they are the rule in the whole genus. But some authors suppose that from time to time there arise exceptions to the ordinary laws governing hybrids, and that such exceptions might be the source of many inconstant varieties and even of inconstancy in general. In this case the chance of getting such an exception by crossing would scarcely be greater than that of getting a mutation from the pure type.

However slight these chances may be, I propose to try both ways and to see whether it would be possible to repeat the as yet doubtful and unknown original production of my *O. cruciata varia.* For there are not a great many cases in which the starting-points are to be had in so pure and so thoroughly controlled a state as in this instance. As to the question of the rule of the constancy of *O. cruciata* under

cultivation, and of the hybrids, I hope to solve this in some years; but as to the chances of getting exceptions, it is evident that these are only small and that it would be preferable if the same experiments were made by a number of investigators.

The aim of such experiments would be to repeat artificially the production of *O. cruciata varia* and by this means to throw some light on its origin in particular and on the origin of inconstant varieties in general. With a view to the possible repetition of this cross I will now give a description of the inheritance of the broad and linear petals in this variety. In so doing I limit myself to the detailed exposition of a single experiment carried on with the descendants of one original specimen of my variety.

In the year 1897 this plant was raised from seed obtained in the usual way of exchange between botanical gardens. I obtained but a single specimen, which bore all the characteristics of the typical *O. cruciata*. The spike, before the opening of the flowers, was placed in a bag of prepared parchment paper to prevent any visits from bees. The anthers touch the stigmas when opening, and the flowers fertilize themselves without any aid. In the same way I always took care to collect each year purely pollinated seeds only.

This original plant bore but a few seeds, from which during the next year I obtained only sixteen flowering individuals. But this number was sufficient to show the whole range of the variability of the race. Nine plants bore typical cruciate flowers with linear petals, two specimens had broad obcordate petals like those of *O. muricata*, and the five remaining had an intermediate breadth, varying in all degrees between these two extremes. Even on the same spike the petals of the different flowers were in this regard unlike each other, and sometimes of the four petals of one flower some were narrow and others broad. I also found petals large on one side of the median nerve and small on the other side.

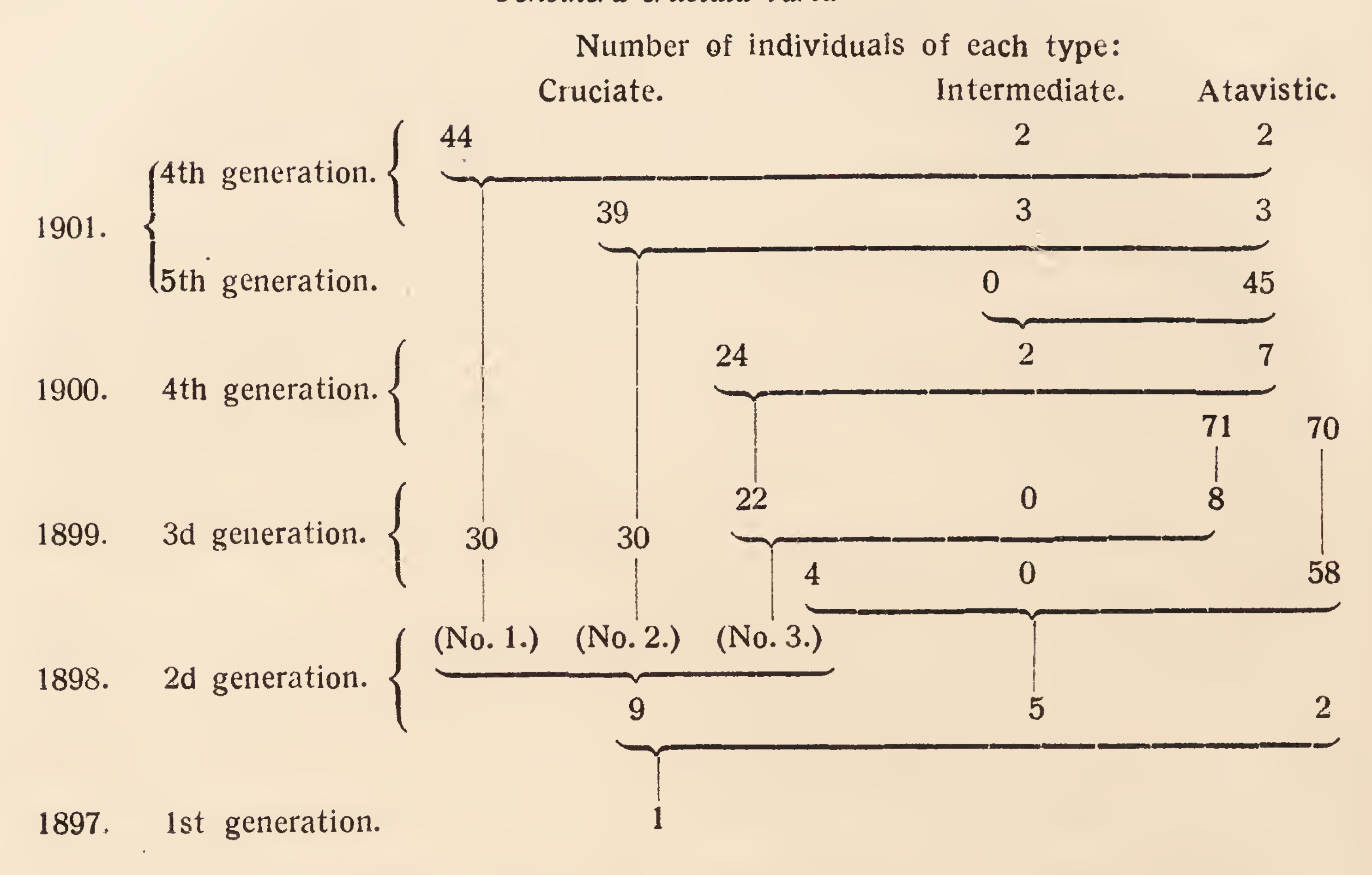
I obtained pure seed of some of the narrow-petalled ones and of some of the intermediate specimens, separately for each plant, and the next year (1899) had four groups flowering. Two of them from two typically cruciate mothers repeated this type only, each group in thirty plants. One group, also from a cruciate mother, produced twenty-two typical and eight atavistic individuals, meaning thereby those with broad obcordate petals. Intermediate types were wanting. So it was with the fourth group, the children of an intermediate mother, of which only four were purely cruciate, the remaining fifty-eight being atavistic.

Afterwards I continued these four strains, sowing from the two last named in 1900, from the first named in 1901. The atavistic mothers gave only children which were in this regard like them. The purely cruciate strains on the other hand continued to produce atavistic and intermediate types, and these last were also inconstant as far as I observed them.

Taking the five generations together, I had 232 children from cruciate mothers, 103 from intermediate and 141 from atavistic parents. The first group consisted of 85 per cent. cruciate, 5 per cent. intermediate and 10 per cent. atavistic individuals. The second, of 4 per cent. cruciate, no intermediate and 96 per cent. atavistic specimens. The third was nearly constant, all individuals bearing the broad obcordate petals.

I say nearly constant, for among those atavists I observed some cases of bud-variation, by which they returned to the cruciate type. This rare phenomenon occasionally presents itself without apparent reason, but it may be induced to appear oftener in the following manner. Around the main stem the plants produce a circle of smaller stems growing upwards from the axils of the root leaves. In my cultures these side-stems do not ordinarily become tall enough to bear flowers. But by cutting out the main stem at an early period I could induce the others to a more vigorous growth. I repeatedly made this experiment, but will only cite here observations made on a single plant in the summer of 1901, grown from seed of a purely cruciate parent. It made six side-stems, out of which three bore only atavistic or broad-petalled flowers. The three other stems likewise produced obcordate petals, but not exclusively, bearing on one side of the spike flowers with the narrow and variable petals of the above-named intermediate types.

Such cases prove that the atavistic individuals are not, or at least are not always, so constant as could be deduced from the figures above given. Analogous instances of sectorial variation, one sector of the spike bearing other flowers than the remaining sectors, were from time to time observed on atavistic individuals and also on intermediate ones, the sport giving flowers with obcordate petals. As yet I have found no such sports on plants of the purely cruciate type nor purely cruciate flowers on those of the two other types. But I have no doubt that this is only due to the small extent of my cultures.



I give, above, the description of my whole race in the form of a pedigree, omitting the sectorial and bud-variations, again reminding the reader that in every case the seed-bearing plants were fertilized only with their own pollen after enclosure in bags of prepared parchment-paper.

Though the figures of this experiment are but small, they seem to be sufficient to prove the presence of a very curious case of variability, the alternation between the typical cruciate flowers of the species and the atavistic petals of the group to which the species belongs, and to justify the provisional name chosen for my race: *Oenothera* or *Onagra cruciata varia.*

Amsterdam.

(Bulletin of the Torrey Botanical Club, Bd. 30, 1903, p. 75.)

ON ATAVISTIC VARIATION IN OENOTHERA CRUCIATA.



Figs. 1, 2. *Oenothera cruciata* Nutt.

Figs. 3-14. *Oenothera cruciata varia* De Vries.



FÉCONDATION ET HYBRIDITÉ.

Vom Vater hab' ich die Statur,
Des Lebens ernstes Führen.
Vom Mütterchen die Frohnatur
Und Lust zu fabuliren.

Le principe, énoncé par Goethe dans ces quatre vers bien connus, est un principe de *dualité*. Ce n'est qu'en apparence que chaque homme est une unité. On y trouve, à côté l'un de l'autre, les héritages de son père et de sa mère. Tantôt ces deux influences se combinent, tantôt elles se contrarient, et l'une fois c'est la première, l'autre fois la seconde qui prédomine. Quiconque a étudié la ressemblance entre les enfants et leurs parents est convaincu de l'exactitude de cette règle. Et que cette règle s'applique également aux animaux et aux plantes, je crois qu'il est inutile d'en donner des preuves.

On peut en dire autant des hybrides. Ces produits de la nature, étranges, contre nature, nous renseignent sur bien des questions, précisément par leurs écarts de la règle ordinaire. Les héritages des parents y peuvent notamment être combinés de telle façon qu'on les reconnaît immédiatement, ou bien de telle manière qu'on ne les distingue qu'avec peine. Il arrive parfois que les deux caractères sont mélangés dans l'hybride au point que les deux parents paraissent avoir perdu leur individualité. Alors l'hybride nous fait l'effet d'une individualité nouvelle, aussi indépendante que les parents eux-mêmes.

Mais, s'il en est ainsi pour les caractères extérieurs, il n'en est pas de même, du moins dans bien des cas, pour les caractères intimes. La dualité n'est alors que latente et tôt ou tard elle peut se manifester de nouveau. Un des exemples les mieux connus nous est fourni par la pluie d'or, dans son hybride *Cytisus Adami*. Il y a quelques dizaines d'années on pouvait voir, à l'entrée du village de Bloemendaal, en venant de la Kleverlaan, dans les jardins de la maison de campagne *de Rijp*, actuellement la propriété de notre Directeur M. A. Stoop, un grand arbuste, aux ramifications nombreuses et étendues, placé à l'extrémité d'un étang peu large et parallèle à la route, et recou-

vrant un petit pavillon. A cette époque, cet arbuste était renommé et plus d'un habitant de Harlem se rappelle encore l'habitude que l'on avait autrefois de se rendre à Bloemendaal au printemps, à l'époque de la floraison des cytises, pour aller admirer cet arbre remarquable.

Il méritait d'ailleurs l'intérêt qu'on lui portait. Il produisait notamment trois sortes de grappes; il y en avait qui étaient incarnat, d'autres étaient grandes et jaunes, d'autres encore très petites et pourpres. Les grappes couleur chair appartenaient à l'hybride (*Cytisus Adami*), les jaunes étaient celles de la pluie d'or ordinaire (*C. Laburnum*), les pourpres enfin étaient les grappes d'un arbuste autrefois à la mode, mais que l'on ne trouve plus que rarement dans les jardins d'aujourd'hui (*C. purpureus*). Les feuilles et le mode de croissance des rameaux correspondaient d'ailleurs aux fleurs. La différence était si nette qu'en plein hiver on pouvait dire quelles branches produiraient des fleurs jaunes, quelles autres des fleurs pourpres, et quelles parties de la plante enfin appartenaient au type mixte.

Voilà donc un hybride qui manifeste sa double nature d'une manière toute particulière. Il le fait par une séparation qui se répète chaque année. On y retrouve, purs de tout mélange, les deux types paternel et maternel et pas d'autres que ceux-là. Dans l'hybride ils sont donc bien intimement combinés, mais ils ne se sont pas fusionnés; leurs caractères sont distribués de telle sorte que les influences ordinaires de la croissance les peuvent séparer de nouveau. Les deux types sont donc adjacents, ils régissent ensemble la constitution de l'hybride sans toutefois avoir perdu leur individualité. Ce sont comme des compagnons qui, pendant quelque temps, travaillent ensemble au même ouvrage, mais dont chacun va tôt ou tard son propre chemin.

Dans cette collaboration des influences des deux parents il arrive parfois que l'une des deux devient prédominante au point que l'autre paraît même inactive. Et cependant les deux héritages sont présents, à côté l'un de l'autre, et peuvent se séparer à l'occasion. Alors l'hybride se divise en deux types d'une manière encore plus simple en quelque sorte que chez la pluie d'or. Tel est le cas pour les jacinthes et les tulipes, dont plusieurs variétés ne sont que des hybrides qui „rétrogradent" de temps en temps, c. à d. produisent des bulbes dans les fleurs desquels on retrouve les caractères ancestraux, restés latents chez l'hybride. Un exemple très instructif d'une pareille réapparition d'un héritage, perdu en apparence, nous est offert par une espèce de Véronique cultivée dans le Jardin botanique d'Amster-

dam, la *Veronica longifolia.* C'est une plante vivace élégante, se multipliant par coulants et portant certaines années des milliers de grappes bleu-foncé. C'est un produit hybride de l'espèce bleue et de la variété blanche, mais ses fleurs sont de la même couleur que l'espèce type elle-même. Il trahit cependant de temps en temps sa double nature, notamment en produisant des fleurs absolument blanches. Tantôt ce sont des branches entières qui présentent à partir de la base les caractères de la variété, déjà dans la couleur des feuilles. Tantôt c'est une branche dont l'extrémité porte des grappes bleues qui produit latéralement des grappes blanches. Enfin il arrive aussi qu'une grappe est formée d'un côté de fleurs bleues, de l'autre côté de fleurs blanches. La faculté de former des fleurs blanches, que cette plante a hérité d'un de ses parents, y reste donc latente, mais garde néanmoins la propriété de se manifester de temps en temps en devenant active.

M. Naudin, qui a fait une étude détaillée des caractères externes des hybrides, exprime sa manière de concevoir leur nature dans la thèse suivante: „*L'hybride est une mosaïque vivante.*" Et M. Macfarlane, qui est certainement le plus parfait connaisseur de la structure anatomique des hybrides, déclare que les propriétés des deux parents se retrouvent, pendant toute la vie, dans toutes les cellules de la plante, et que chaque cellule de l'hybride doit donc avoir une structure hermaphrodite.

Ainsi donc, ce que ces quatre vers de Goethe nous révélaient pour les cas ordinaires d'hérédité, les hybrides le confirment. Tout être vivant, du moins s'il a pris naissance par reproduction sexuelle, réunit en soi les deux héritages des parents. On les y trouve à l'état de mosaïque, intimement combinés il est vrai, mais néanmoins distincts. Il n'y a pas de partie, si petite qu'elle soit, dont on ne puisse indiquer l'origine, et quelque élevé que soit l'âge atteint par l'hybride, il garde au fond de lui-même sa double nature. Celle-ci régit tous ses organes et se manifeste à un degré tantôt plus fort tantôt plus faible, dans certains cas même avec une intensité telle que les deux héritages peuvent être complètement séparés.

Nous basant sur ces faits d'expérience, nous allons maintenant examiner à quels résultats nous ont conduit l'étude des noyaux cellulaires et les recherches sur la fécondation.

Le corps entier, des animaux comme des plantes, est constitué par des cellules, et chaque cellule contient un noyau. Ce noyau est le centre vital de la cellule; c'est la source où elle puise de temps en temps pour rassembler de nouvelles forces. Une cellule à laquelle

on enlève son noyau ne meurt pas immédiatement, il est vrai, mais peu à peu la vie s'éteint en elle et elle cesse d'exister au bout d'un temps plus ou moins long. C'est que le noyau règle les fonctions cellulaires; c'est lui qui met en train toute action dans la cellule, c'est donc de lui que dépend ce que la cellule est capable de faire et ce dont elle est incapable. C'est en quelque sorte le bureau central d'où partent les ordres, et ce système de commandements dont il est le dépositaire peut être considéré comme le code des lois auxquelles est soumis tout l'organisme. Chaque plante, chaque animal possède un tel code où est stipulé tout ce que l'organisme est chargé de faire, et toute cellule vivante du corps entier porte dans son noyau une copie de ces lois. Les ordres sont régulièrement donnés. et la même régularité s'observe dans le développement, la croissance, la vie entière.

Pour nous servir encore un moment de l'image que nous venons de choisir, ces petits codes ne font autre chose, en somme, que prescrire aux êtres vivants la répétition des actions vitales, exécutées par leurs ancêtres. Notre image n'est donc que l'expression de cette thèse: que le noyau cellulaire est le conservateur des propriétés héréditaires. Haeckel le premier a reconnu dans les noyaux le siège de toute hérédité, et après lui Hertwig et Strasburger ont donné à cette conception, par des recherches étendues, des fondements solides. Cette relation entre la cellule et son noyau, on la rencontre partout et toujours; aussi la manière de voir de Haeckel constitue-t-elle actuellement le principe, universellement admis, de nos idées sur l'essence de l'hérédité.

Un des nombreux points qui attirent notre attention est le rapport entre la grandeur du noyau et celle de la cellule. Aussi longtemps que les cellules sont jeunes et croissent vigoureusement, que leurs organes se développent et se préparent aux diverses fonctions de la vie future, les noyaux jouent un rôle important. Une fois que la croissance est achevée et que tout est réglé dans l'organisme, à part quelques circonstances imprévues il n'y a plus d'ordres à donner. Aussi remarque-t-on que dans les cellules jeunes les noyaux sont relativement gros: ils remplissent alors parfois la moitié de toute la cellule; plus tard ils sont moins en évidence et ne sont pas beaucoup plus grands que p. ex. un des nombreux grains de chlorophylle contenus dans la cellule.

On constate de même que les noyaux sont surtout gros dans celles des cellules qui sont particulièrement chargées de transmettre les propriétés héréditaires. Je veux parler des cellules sexuelles. Ce sont d'une part les cellules ovulaires, d'autre part les cellules sper-

matiques ou spermatozoïdes, appelés autrefois „animalcules séminaux". Chez les animaux et les végétaux inférieurs ou cryptogames ces dernières cellules sont ordinairement animées d'un mouvement vif qui leur permet, grâce à certaines influences, à rechercher les ovules. Les végétaux à fleurs produisent des grains de pollen qui germent sur les stigmates, d'où ils tâchent d'atteindre les cellules ovulaires par l'intermédiaire de longs tubes. Ici ce sont ces tubes qui contiennent les cellules spermatiques et par la croissance de ces tubes ces cellules sont portées vers les ovules d'une manière absolument passive.

Il est évident que pour ces cellules sexuelles le noyau est la principale raison d'être. Car, dans la reproduction, il est d'importance capitale que le germe acquière précisément les mêmes propriétés que les générateurs. Voilà pourquoi, dans ces cellules, les noyaux sont relativement si grands; dans les cellules spermatiques de mainte plante ils atteignent même des proportions telles qu'ils paraissent constituer le corpuscule tout entier. Ce qui fait que ce n'est que dans ces dernières années qu'on a pu découvrir le protoplasme qui contient ces noyaux et qu'il ne recouvre que d'une pellicule excessivement mince.

La fécondation consiste en une fusion des ovules et des spermatozoïdes. Chaque ovule est fécondé par une seule cellule spermatique. Cela s'opère de telle façon que l'élément mâle pénètre dans l'ovule et s'avance vers son noyau. Dans la plupart des cas il a toutefois été impossible de distinguer si la cellule mâle toute entière ou bien si son noyau seul vient en contact avec le noyau de l'ovule. Chez les palmiers du genre *Cycas*, dont les feuilles nous sont devenues si familières par les bouquets Makart, il y a des exemples de cas où l'on reconnaît nettement une séparation du noyau du contenu cellulaire. Dès que le spermatozoïde a pénétré dans la cellule femelle, il se scinde en noyau et enveloppe; cette dernière reste en arrière et seul le noyau pénètre plus avant. Il est évident que dans ce cas la fécondation consiste essentiellement en une réunion de deux noyaux, car l'enveloppe ne joue plus aucun rôle dans la suite. Or, tout nous fait supposer que cet exemple est emprunté à un cas où il est aisé de voir ce qui se passe, mais qu'en principe c'est toujours le même phénomène qui se produit. Aussi admet-on généralement que la combinaison des deux noyaux est ce qu'il y a d'essentiel dans la fécondation, et dans les recherches microscopiques la fécondation est souvent appelée l'accouplement des deux noyaux.

En quoi cet accouplement consiste-t-il?

La réponse à cette question a été donnée par un savant belge, van Beneden. Il est vrai qu'au commencement ses assertions n'ont été reçues qu'avec méfiance, mais peu à peu divers savants ont mis en lumière des faits de plus en plus nombreux, qui étaient d'accord avec ses idées, et dans les derniers temps les preuves se sont amoncelées au point que la manière de voir de van Beneden peut être considérée comme tout aussi bien établie que les thèses les plus renommées de cette doctrine si ardue.

La réponse de van Beneden était celle-ci: que les deux noyaux se juxtaposent simplement, sans perdre leur individualité. Même dans les cas où l'alliance est si intime qu'il n'y a plus à reconnaître aucune limite, chaque noyau reste cependant ce qu'il était auparavant. Et cela durant toute la vie de l'organisme. Chaque noyau est donc un être double, une dualité nucléaire, formée d'une moitié paternelle et d'une moitié maternelle. Van Beneden a donné à chacune de ces deux moitiés le nom de *pronucleus*, parce que ce sont les noyaux tels qu'ils existaient avant la fécondation. Et bien qu'il continue à leur donner ce nom pendant toute leur vie, ils les considère cependant comme complètement indépendants. Ce n'est que plus tard, dans la production de nouvelles cellules sexuelles, que van Beneden a admis une séparation de ces pronuclei, et l'expérience a appris que sur ce point important encore il était dans le vrai.

Chaque noyau dans chaque cellule de notre organisme est donc double et se compose d'un pronucleus provenant du père et d'un autre provenant de la mère. Ils régissent ensemble notre vie et notre développement; ils contiennent ensemble toutes les prescriptions nécessaires et donnent leurs ordres d'un commun accord. Ou plutôt, il est clair que chacun d'eux contient son code complet, et chaque code est une copie du même modèle.

Nous voyons ainsi que l'examen microscopique conduit au même principe de dualisme que Goethe a reconnu dans sa propre nature, et que nous retrouvons partout, aussi bien dans la fécondation normale que chez les hybrides. S'il est vrai que dans chaque individu les pronuclei qu'il a hérités de son père et de sa mère restent indépendants, nous comprenons comment il est possible d'observer, parfois à un âge avancé, une séparation des deux types. Même cet hybride de la pluie d'or, dont j'ai parlé tantôt, n'est plus pour nous un mystère.

Van Beneden n'est pas parvenu à donner la preuve décisive de sa thèse. Il a bien pu démontrer qu'après la première segmentation nucléaire dans le germe les deux pronuclei peuvent encore être distingués, mais déjà dans la segmentation suivante la limite entre les deux

était devenue invisible. Pour faire admettre sa manière de voir, d'autres exemples étaient nécessaires que ceux dont il s'était occupé. Nombre d'espèces, tant animales que végétales, ont dû être mises à l'épreuve. Enfin, on a réussi à trouver des cas où l'on reconnaît nettement ce qui pour van Beneden n'était encore qu'une conjecture. Nos eaux pluviales contiennent en abondance un animalcule, bien visible à l'oeil nu, qui porte en avant de la tête un seul grand œil, raison pour laquelle il a reçu le nom de *Cyclops*. Il appartient aux crustacés. Dans cet animal, ainsi que chez un grand nombre de ses congénères, MM. Rückert et Häcker ont constaté le phénomène en question, la dualité des noyaux. Après la fécondation, on reconnaît nettement que les deux pronuclei restent indépendants; on les retrouve après chaque segmentation cellulaire. Au commencement il est aisé de les distinguer; mais plus tard la limite entre les deux devient moins nette parce que leur combinaison devient plus intime. La disparition de la cloison internucléaire se fait plus vite chez une des espèces de cyclopes que chez une autre, mais tôt ou tard cette cloison devient indistincte. Il y a d'ailleurs des espèces pour lesquelles cette disparition de la cloison, dans les organes où les cellules sexuelles doivent prendre naissance, a lieu si tard, et à un instant si rapproché du moment où ces cellules commencent à se former, que l'on est en droit de dire que l'indépendance des noyaux est assurée pour tout le cycle de la vie.

L'année dernière M. Conklin a découvert dans une espèce de limace, *Crepidula*, une preuve encore plus nette de la dualité permanente des noyaux cellulaires.

Il semble maintenant que la règle constatée dans ces divers cas est générale. Chez tel animal la limite entre les deux pronuclei cessera plus tôt d'être visible que chez tel autre, mais le lien qui unit les deux moitiés devient toujours plus étroit à mesure que le degré de développement de l'organisme est plus avancé. D'ailleurs, la collaboration des pronuclei est soumise à des exigences d'autant plus difficiles à satisfaire que le rôle des noyaux, de mettre de l'ordre dans la construction de l'organisme, devient plus compliqué; il faut donc aussi que leurs surfaces limites s'appliquent l'une contre l'autre d'une manière de plus en plus parfaite. Il se peut qu'au début un contact suivant une surface plane soit suffisant, mais on peut s'imaginer que peu à peu quantité de rides et de proéminences doivent venir augmenter la surface commune. Il est évident que par là la netteté de la surface de séparation doit diminuer.

La dualité de tous les noyaux dans les êtres qui se reproduisent par

fécondation une fois admise, conformément aux vers de Goethe cités tantôt, nous avons à nous demander comment les actions des deux pronuclei se combinent en régissant les phénomènes vitaux. Pour pouvoir répondre à cette question, nous devons d'abord jeter un coup d'œil dans leur structure intime.

Les premiers physiologistes savaient déjà que les noyaux cellulaires ne sont point dépourvus de structure; dans bien des cas ils ont pu y distinguer aisément diverses parties. Ce n'est toutefois que dans la seconde moitié du siècle dernier que Flemming, dans le domaine de la zoologie, et Strasburger, dans le monde des plantes, ont découvert des méthodes rendant possible une étude plus profonde de leur constitution. Ils ont notamment trouvé que certaines substances colorantes se fixent dans telle partie du noyau mais ne colorent pas telle autre; de cette façon ils ont pu y constater la présence de filaments dans une masse transparente pour le reste. Ces cordons sont universellement connus depuis sous le nom de filaments nucléaires; on les rencontre partout et ils sont spécialement l'objet de toutes les recherches dans la voie dont il s'agit maintenant.

Cela est tout naturel puisque, d'après les observations de Flemming et de Strasburger, les phénomènes présentés par ces cordons ont bien vite conduit à cette conclusion qu'eux seuls sont le siège des propriétés héréditaires. Tout le reste de la substance nucléaire n'est en quelque sorte que le milieu dans lequel ils se meuvent, et d'où ils puisent la nourriture dont ils ont besoin. Cette substance reçoit ordinairement le nom de liquide nucléaire. C'est une masse d'une consistance tout juste assez grande pour permettre aux filaments nucléaires de rester en place, tout en exécutant sans encombre leurs mouvements particuliers et très compliqués.

Ces mouvements consistent essentiellement en des raccourcissements et des allongements alternatifs. L'amplitude en est excessivement grande. Dans l'un des états extrêmes les cordons sont gros et courts comme des bâtonnets, dans l'autre ils semblent devenus des centaines de fois plus longs et plus minces. Dans cette seconde extrémité l'exiguité de l'espace ne leur permet pas de rester droits et ils s'enroulent alors en pelote. A l'état de bâtonnets, ils se disposent d'ordinaire autour du centre du noyau comme les rayons d'un astre luminaux. Voilà pourquoi cet état est appelé la phase étoilée tandis que l'autre porte le nom de phase de peloton. Les filaments nucléaires prennent le premier état au moment de la multiplication par segmentation des noyaux et des cellules, ils se transforment dans l'autre afin de communiquer à la cellule, séparément et librement, tous les articles

de leur code de lois dont l'application est nécessaire à ce moment. Ce qui fait qu'à chaque division de la cellule la phase pelotonnée succède à la phase étoilée. Ce n'est que quand toutes les cellules ont été formées que cette alternance cesse et désormais les filaments nucléaires restent à l'état de pelote.

Tous les filaments d'un même noyau peuvent être réunis sous la seule dénomination de filament nucléaire; mais il est recommandable pour la netteté de donner ce nom à chaque cordon. Chaque noyau contient donc un certain nombre de filaments nucléaires ou chromosomes. Et comme le nombre de ces chromosomes doit nécessairement être toujours le même, ou à peu près, dans les deux pronuclei réunis les filaments nucléaires sont presque toujours en nombre pair dans les cellules de l'organisme.

M. Boveri a découvert que chaque filament adhère par une de ses extrémités à la paroi nucléaire et y reste fixé pendant toute sa vie. Ce point d'attache est le point fixe à partir duquel il s'allonge en se glissant entre les autres, dans les directions les plus variées; mais, quelque compliquée que soit la pelote ainsi formée, elle se dévide toujours sans jamais s'embrouiller.

Assez souvent on a pu reconnaître divers éléments dans ces filaments eux-mêmes. Ils se composent alors de très petits corpuscules, plus ou moins granuleux, agglutinés par une espèce de colle. Ces granulations sont parfois réunies en groupes et quand cela est régulièrement le cas il est possible d'évaluer le nombre des granules d'une manière assez précise. C'est ainsi que M. Eisen a trouvé, dans les noyaux d'une espèce de salamandre, dans chaque pronucleus douze filaments, dont chacun se compose de six parties bien distinctes. Dans chacun de ces groupes il a de nouveau reconnu six grains, constituant les plus petits éléments visibles, ce qui porterait à 400 au moins le nombre de particules pour chaque pronucleus.

Chacune de ces particules serait-elle maintenant le siège d'une seule propriété héréditaire et constituerait-elle la limite de la structure des noyaux? Le microscope nous permettrait-il déjà de pénétrer jusque dans la structure la plus profonde du noyau, ou bien avons-nous des raisons pour admettre une différenciation plus profonde encore? Pour pouvoir répondre à cette question nous devrions savoir quel est le nombre des propriétés héréditaires d'une salamandre, ou en général d'un animal ou d'une plante supérieure. L'examen de ce problème nous conduirait trop loin; mais il est aisé de se convaincre que l'existence de milliers d'éléments constitutifs est plus probable que de quelques centaines seulement. En effet, ce

n'est pas par quelques centaines, mais bien par des milliers de caractères distinctifs qu'un organisme supérieur, animal ou plante, est décrit assez complètement pour qu'il soit convenablement tenu compte de toutes ses propriétés. Au lieu donc de voir dans ces particules réellement les éléments ultimes de la structure cellulaire, nous devons admettre qu'ils ne constituent que la limite de visibilité, mais sont eux-mêmes encore complexes, chacun d'eux se composant, selon toute probabilité, d'au moins une dizaine d'éléments plus petits encore.

Après avoir jeté ce coup d'œil dans la structure interne des noyaux, revenons maintenant à nos considérations sur les deux moitiés qui les composent. Au moment de la fécondation elles s'étaient combinées. Mais combien de temps cette réunion dure-t-elle? Ces deux pronuclei restent-ils combinés, ou bien se séparent-ils de nouveau tôt au tard? En général il est très facile de répondre à ces questions, Les deux cellules sexuelles qui se réunissent ne contiennent, en effet. chacune qu'un seul pronucleus. Il faut donc que les deux moitiés d'un même noyau se quittent de nouveau dès que la nouvelle génération forme à son tour des cellules sexuelles, c. à d. des ovules et des spermatozoïdes. Quant aux cellules de l'organisme même, les deux pronuclei y restent combinés pendant toute la vie. Ils restent fidèles l'un à l'autre jusqu'à l'âge le plus avancé des organes et des cellules, même après un nombre excessivement grand de segmentations nucléaires, et jusqu'à la fin ils organisent et dirigent, d'un commun accord, toutes les fonctions de la vie. Il y a cependant des cas d'exception, notamment les cas de séparation d'un hybride dont j'ai parlé au commencement.

Voilà pourquoi nous pouvons à présent nous borner à considérer ce qui se passe quand il se forme de nouvelles cellules ovulaires ou spermatiques. Celles-ci se forment d'ordinaire par groupes de quatre. Quand ce sont des ovules, il n'y a généralement qu'une cellule de chaque groupe qui se développe normalement et devient apte à la fécondation; toutes les autres avortent, et font place à la première. Chez les animaux la séparation des deux pronuclei précède d'ordinaire immédiatement la formation de ces groupes. Chez les plantes au contraire il se produit, entre ce phénomène et la formation de nouvelles cellules sexuelles, une série de segmentations cellulaires; chez les fougères il se forme même, dans l'intervalle, toute une génération visible à l'œil nu et dont l'existence est indépendante de la plante mère. Voilà donc un exemple remarquable d'un cas où la vie et la structure de la plante sont plus compliquées que les phénomènes

correspondants dans le règne animal. Tout ce qui se produit entre le moment où les deux pronuclei se séparent et celui où la fécondation a lieu porte, dans le règne végétal, le nom de génération sexuelle. Il va de soi que toutes les cellules de cette génération ne possèdent que des pronuclei. C'est ce que l'on remarque du reste au nombre des chromosomes ou filaments nucléaires, qui n'atteint ici que la moitié du nombre des mêmes organes dans les cellules ordinaires de l'organisme. Car, si ce nombre est doublé par la fécondation, il revient nécessairement à la valeur normale par la séparation des pronuclei.

Il est évident que, pour la question qui nous occupe, cette génération sexuelle toute entière n'a qu'une importance secondaire; la séparation des deux moitiés du noyau est évidemment le point capital. Il n'est donc pas étonnant que, dès les premiers temps des études modernes sur les noyaux, ce point ait vivement intéressé les savants. Avec son coup d'œil prophétique van Beneden en a saisi la signification exacte.

Avant la séparation la limite entre les deux pronuclei est toujours devenue invisible. Nous avons vu, en effet, qu'après la fécondation cette limite finit toujours par disparaître, le plus souvent très tôt, parfois moins vite, parfois même très tard. Il n'est donc pas possible de constater directement la séparation; le seul phénomène frappant est la réduction de moitié du nombre des filaments nucléaires. La totalité est caractéristique pour les cellules organiques, la moitié caractérise les cellules sexuelles. Ou plutôt: dans les cellules sexuelles le nombre de filaments nucléaires est normal, dans les cellules organiques il est deux fois trop grand.

Dans les noyaux cellulaires d'une espèce de sauterelle, examinée par M. Sutton, peu de temps avant la séparation les filaments nucléaires sont nettement groupés deux à deux, chaque couple étant accolé dans le sens de la longueur. Ici les divers filaments d'un même pronucleus n'ont pas la même longueur et sont donc faciles à distinguer; par contre, dans chaque couple les filaments appartenant à des pronuclei différents sont également longs. Pour se séparer, ils doivent maintenant se détacher l'un de l'autre dans le sens longitudinal. C'est en effet ce que l'on observe. Mais dans la plupart des cas leur juxtaposition est si étroite que les couples de filaments semblent former un cordon unique, et on reçoit alors l'impression que ce cordon se segmente longitudinalement. Tel est d'ailleurs le terme dont on se sert ordinairement pour décrire le phénomène.

Il est tout naturel d'admettre que les deux filaments juxtaposés portent les sièges des mêmes propriétés héréditaires. L'un d'eux les

a reçus du père, l'autre de la mère, mais ce sont les mêmes propriétés au demeurant. Cela ne résulte pas seulement des observations de M. Sutton, que je viens de citer, mais surtout des recherches, particulièrement importantes, faites sur ce point par M. Boveri. Il va d'ailleurs de soi que, pour se combiner avec succès, les propriétés héréditaires correspondantes, provenant des deux parents, doivent être mises en contact aussi parfaitement que possible.

J'ai admis jusqu'à présent que les deux pronuclei se séparent en restant tels qu'ils étaient avant leur union, c'est à dire qu'ils sont restés indépendants l'un de l'autre et ne se sont nullement influencés mutuellement. Cette hypothèse est bien simple, il est vrai, mais elle n'est pas en harmonie avec les faits. Au contraire, tout porte à croire que pendant leur union les deux pronuclei ont eu l'un sur l'autre une influence considérable, ayant pour but de combiner des façons les plus diverses les propriétés héréditaires dont ils sont les dépositaires.

Pour bien comprendre cette influence nous devons d'abord examiner quelle est, dans la nature, la signification de la reproduction sexuelle. J'ai donc à expliquer le but de la fécondation. Ce but est en étroite relation avec la dissimilitude des individus, avec leur variabilité générale. Nous admirons les vives couleurs et l'infinité des jacinthes de Harlem. Mais nous admirons aussi la grande uniformité des divers parterres. Une seule grappe d'une teinte ou d'une forme un peu différente au milieu des autres toutes semblables nous semblerait rompre l'harmonie de l'ensemble. Mais combien la vie ne serait-elle pas monotone si tous les hommes se ressemblaient autant que ces jacinthes d'un même parterre. Or la raison de la différenciation gît dans le mode de multiplication. Les jacinthes d'un même parterre n'ont pas été obtenues par semence, mais elles sont sorties des bourgeons latéraux d'un seul et même bulbe. Pas en une année, il est vrai, mais dans le cours de plusieurs années; dans tous les cas elles ont pris naissance uniquement par multiplication végétative. Leur relation de parenté est la même que celle de milliers de grappes d'un même marronnier, avec cette différence qu'elles ne sont plus reliées par un même tronc.

La règle générale est donc celle-ci: la reproduction asexuelle donne l'uniformité, la reproduction sexuelle la variété.

L'uniformité n'est toutefois pas toujours aussi grande qu'elle n'en a l'air aux environs de Harlem. Depuis longtemps déjà on a l'habitude de dire qu'il n'y a pas deux feuilles semblables sur un même arbre. La méthode actuelle des recherches statistiques nous fait voir

presque partout des variations; chaque caractère présente, quand on y regarde de près, de nombreuses divergences, plus ou moins grandes. Mais cette variabilité n'atteint sa plus grande intensité que par la reproduction sexuelle.

A toute époque de la vie les plantes et les animaux sont soumis à l'influence du milieu. Des circonstances favorables, surtout une bonne nourriture, sont avantageuses pour la croissance et le développement. Cette influence se fait sentir plus fortement pour telle propriété que pour telle autre; et pour toutes les propriétés la force avec laquelle cette influence agit dépend du moment où elle se fait sentir. Or, dans la nature, les conditions vitales sont bien plus dissemblables que là où l'homme tâche de les égaliser artificiellement; c'est ce qui explique déjà pour une grande partie la variabilité ordinaire.

Ce pouvoir de s'accommoder aux circonstances extérieures et les différences individuelles qui en sont la conséquence sont de la plus grande importance pour la vie. On peut prétendre en toute sécurité que c'est uniquement par ce pouvoir que de beaucoup le plus grand nombre des espèces triomphent des obstacles que d'autres espèces leur ont dressés. Du reste, dans la société humaine le rôle de cette variabilité n'est pas autre que dans la nature. Parmi les hommes elle se manifeste en ceci, que chaque individu choisit la carrière qui lui paraît la plus convenable. La société entière développe évidemment d'autant plus d'énergie que ce choix se rapproche davantage de la perfection. Ainsi que notre collègue M. Hubrecht l'a développé dernièrement, l'éducation et l'instruction doivent surtout servir à éveiller et à développer autant que possible, dans chaque enfant, ses dispositions naturelles. A mesure que l'on réussit mieux dans cette voie, les différences entre les hommes deviennent plus grandes et l'on satisfait plus parfaitement à toutes les exigences de la société.

Les mêmes circonstances se retrouvent dans le règne végétal, mais d'une façon plus grossière, avec un idéal moins élevé. La plante doit continuer à se développer là où elle a germé. Ses conditions vitales sont donc établies dès sa naissance, elle n'est pas libre de faire un choix. Mais cette difficulté, la nature la surmonte par la production d'une surabondance de graines. Sur chaque coin de terre germent beaucoup plus de plantes qu'il n'en pourra vivre plus tard. S'il existe maintenant entre ces germes des différences suffisamment grandes, il est probable que parmi eux il y en aura au moins un pour lequel ce coin de terre sera un terrain convenable. Ce que les animaux supérieurs atteignent par leur motilité, les plantes y arrivent en sacrifiant de grandes quantités d'individus.

Ainsi donc, le succès de chaque espèce, dans les conditions vitales où elle est placée, dépendra pour la plus grande partie des différences individuelles de ses représentants. Aussi le progrès de la nature organique réside-t-il essentiellement dans ce principe, source de toute variabilité.

Tâchons maintenant de répondre à la question suivante: Etant données de petites différences individuelles ainsi que le renforcement qu'elles subissent par les modifications inévitables des conditions vitales, quel moyen y-a-t-il de rendre aussi grande que possible la variation des individus? En d'autres termes comment pouvons-nous augmenter autant que possible la probabilité qu'à chaque endroit corresponde un individu approprié?

Nous trouvons ce moyen dans le principe des permutations et combinaisons. Si l'on mélange simplement les propriétés distinctes de divers individus et qu'on abandonne ensuite ce mélange au hasard, il faut que dans des séries de cas se forment tous les groupements imaginables. Tel est le principe de la reproduction sexuelle. Elle combine les différences qui existent dans les individus d'une même espèce et les groupe dans les descendants de toutes les manières possibles. Par là elle fait en sorte que, parmi tous ces descendants, il y en ait toujours un certain nombre qui soient appropriés aux conditions vitales qui leur sont offertes.

Revenons maintenant aux noyaux cellulaires. Nous avons vu que les deux pronuclei, l'un provenant du père, l'autre de la mère, qui sont restés assemblés pendant toute la vie, finissent par se séparer pour pourvoir à la reproduction. Ils ne se séparent toutefois pas sans s'être influencés mutuellement. Quelle est cette influence? Ou plutôt de quelle nature doit-elle être afin qu'il soit satisfait à notre conclusion au sujet de l'utilité de la reproduction sexuelle? La réponse est celle-ci, il doit y avoir eu un échange des porteurs des propriétés héréditaires, et cet échange doit résulter d'un mélange tel que par le seul effet du hasard chaque pronucleus conserve quelques-unes de ses propriétés et emprunte le reste à l'autre.

Il est évident que cet échange n'est pas visible même sous le meilleur microscope. Pour l'étudier on doit examiner ses conséquences dans les propriétés des descendants. Pour un tel examen les hybrides nous sont particulièrement précieux, parce que chez ces organismes l'étude des permutations et combinaisons est beaucoup plus facile que chez les produits de la fécondation normale. En particulier, nous nous servons pour cette étude de ces hybrides dont les parents ne diffèrent l'un de l'autre que par un nombre relativement petit

de caractères nettement tranchés, et tels par conséquent que ces caractères peuvent être reconnus séparément dans l'hybride et dans ses descendants.

Chez ces organismes on peut aisément faire voir que les lois de la probabilité sont vérifiées. L'exemple de M. Mendel, qui a résolu cette question, il y a quelque temps déjà, dans un cas particulier et d'une façon magistrale, a été suivi dans ces dernières années par un grand nombre de physiologistes, qui se sont proposés de mettre à l'épreuve l'exactitude de ces lois chez les hybrides. Comme caractères à étudier ils ont choisi la couleur des fleurs, des fruits et des feuilles, la présence ou l'absence de poils ou d'épines, la composition chimique des graines et bon nombre d'autres propriétés encore. Chez les hybrides ces caractères présentent certaines combinaisons et chez leurs descendants ils sont permutés d'une infinité de manières. Tous les groupements imaginables, on les retrouve ici dans un mélange des plus variés.

Mais le principe de l'échange, que j'ai tâché de faire saisir pour la fécondation normale, permet de mettre de l'ordre dans ce chaos et d'en établir exactement les résultats par le calcul. Les expériences ont chaque fois confirmé les prévisions et ont ainsi fourni la preuve de la justesse de l'hypothèse.

Il est donc évident que les hybrides ne sont pas soumis à d'autres lois que celles de la fécondation normale, mais ils nous apprennent à connaître ces lois à un autre point de vue. Par là leur importance est encore plus grande, et plus grande aussi la valeur que nous y attachons pour notre conception générale de la nature vivante. Leur étude établit en quelque sorte le passage de l'examen physiologique de la fécondation à l'étude anatomique des noyaux. Ils rattachent cet examen excessivement important à un genre de recherches qui, par l'excessive petitesse des objets, la certitude et la précision de la méthode et la beauté des résultats obtenus, ne le cède en rien à n'importe quelle autre branche.

Ils nous apprennent en outre que le moyen le plus sûr d'arriver à l'explication des mystères de la nature, c'est de combiner les branches les plus diverses des sciences naturelles. Ce n'est que par leur ensemble qu'elles nous montrent la voie à suivre pour soulever le voile qui recouvre encore en plus d'un point les phénomènes de la vie.

(Archives Néerlandaises des Sciences Exactes et Naturelles, Série II, Tome VIII, Programme 1903, p. VIII.)

SUR LA RELATION ENTRE LES CARACTÈRES DES HYBRIDES ET CEUX DE LEURS PARENTS.

L'intérêt si général qu'on porte aujourd'hui aux recherches sur les hybrides repose en grande partie sur l'espoir qu'un jour il deviendra possible d'en prédire les résultats. L'expérimentateur en a besoin pour le choix des plantes et des caractères auxquels il doit s'adresser pour trouver la réponse aux questions qu'il s'est posées et l'horticulteur pour diminuer le nombre de ses tâtonnements, et pour décider en quelles circonstances et de quelle manière il peut être utile de prolonger ses expériences durant les générations successives. Toute indication d'une loi ou d'une règle qui permettra de juger d'avance le résultat d'une hybridation avec quelque degré de probabilité est préférable au vague et à l'incertitude qui régnaient en cette matière jusque dans ces dernières années.

Il est évident que toute prédiction de ce genre doit prendre son point de départ dans les caractères visibles des plantes ou en général des organismes qu'on veut combiner par le croisement. Ce qu'il faut connaître, c'est le rapport entre la nature des caractères et le résultat des hybridations. Seulement, il n'est pas facile de juger la nature des caractères. On distingue les caractères des espèces de ceux des variétés, les caractères jeunes des plus anciens au point de vue phylogénétique, on connaît les modifications locales, les adaptations et plusieurs autres groupes plus ou moins précis.

La cause pour laquelle les écrits de Mendel ont eu si peu d'influence lors de leur publication, et pour laquelle l'étude et la citation de ses mémoires par Focke et tant d'autres auteurs n'a pas réussi davantage à en faire apprécier la valeur, réside sans doute dans le fait que Mendel n'entrevoyait pas la relation entre les résultats de ses croisements et la nature des caractères choisis. Les lois qu'il a découvertes et exposées d'une manière si claire et si magistrale étaient valables pour quelques caractères de ses Pois, mais non pour d'autres; elles ne l'étaient pas davantage pour ses croisements d'*Hieracium*. La cause lui en restait inconnue et il n'a pas reconnu la portée de sa loi.

La théorie généralement acceptée de la sélection naturelle ne saurait servir de base à une distinction de caractères classés d'après

leur sort dans les croisements. Dans cette théorie, tous les caractères sont de même aloi, tous ont évolué de la même manière, lentement, sans secousses, sous l'influence des conditions extérieures de la vie. Il n'y a pas de raison pour qu'un caractère se comporte à son égard autrement qu'un autre.

Cette difficulté disparaît si on accepte la notion des unités dans les caractères héréditaires. Cette notion nous amène à distinguer différentes catégories de caractères. En premier lieu, il devient nécessaire de distinguer entre les caractères intimes, qui forment ces unités, et les marques extérieures et visibles par lesquelles ils se traduisent à nos yeux. Tel caractère intime peut n'être visible que dans un seul organe, tel autre peut apparaître sur plusieurs parties ou même sur tout l'organisme. La couleur des fleurs peut se répéter dans les fruits et même dans la tige et les feuilles, la panachure des feuilles peut empêcher en partie leur développement et même changer leurs formes. Tout un groupe de changements visibles, en apparence plus ou moins liés, peut être la suite de l'acquisition d'un seul caractère intime, c'est-à-dire d'une seule unité héréditaire.

Deux organismes, possédant exactement les mêmes unités, sont de droit les mêmes; mais pourtant ils ne sont pas absolument identiques; car chaque caractère dépend dans son développement des circonstances extérieures, qui peuvent lui être favorables ou défavorables, et cela à des degrés très différents. Ce développement inégal d'un même caractère dans différents individus d'une même espèce, ou même dans différents organes d'un même organisme est la cause de la variabilité dite individuelle ou mieux fluctuante, dont les lois nous ont été décelées par Quetelet. Le développement peut être moyen, ou s'éloigner plus ou moins de la moyenne; dans ce dernier cas on a, à côté des caractères intimes qui déterminent le type, d'autres marques moins essentielles qui délimitent ces déviations. Pour distinguer clairement ces dernières des caractères types, M. Tschermak a récemment proposé de les appeler *variatifs*.

Les caractères types prennent, à mon opinion, leur origine par des secousses, que, longtemps avant Darwin, on a appelées des mutations; ils correspondent aux unités dont il vient d'être question plus haut. C'est pour cela que M. Tschermak a désigné les marques visibles qui en sont les signes extérieurs par le nom de caractères *mutatifs*.

Cette distinction importante établie, il est bien clair qu'on devra s'attendre à ce que les caractères variatifs et mutatifs donneront des résultats bien différents dans les croisements. Pour pouvoir

juger d'avance l'issue d'une hybridation, il est donc évidemment de première importance de pouvoir toujours se rendre compte à laquelle de ces deux catégories doit être rapporté le caractère qu'on a en vue.

Mes expériences ont été limitées à l'étude des caractères types ou mutatifs. Mais entre ceux-ci il y a encore des différences très essentielles dont on peut s'attendre à rencontrer l'influence dans les hybridations. Elles ont rapport à l'antagonisme entre l'évolution progressive et les changements ataviques, qui sont évidemment de nature secondaire.

D'après la théorie des mutations l'évolution des organismes s'est faite par degrés. Chaque pas dans la direction ascendante a ajouté un caractère nouveau aux qualités déjà présentes, augmentant ainsi d'une seule unité le nombre total des caractères. Il est clair que dans un genre donné le parent le plus proche d'une espèce doit être la forme dont elle a pris son origine de cette manière. Chaque pas de plus diminuera la parenté, et s'il n'y a pas d'autre complication, le nombre de ces pas, c'est-à-dire le nombre des unités qu'une espèce possède de plus qu'une autre forme alliée, peut être regardé comme une mesure du degré de parenté. Dans la nature les différences entre les espèces d'un même genre sont ordinairement trop grandes pour être attribuées à une seule unité héréditaire, mais cela tient selon toute probabilité à l'extinction des formes intermédiaires. Et en tous cas les différences entre la plupart des espèces alliées de la flore d'un pays d'étendue restreinte ne sauraient nous servir de guide dans l'appréciation de ces unités. Ce ne sont que les groupes riches en espèces affines, comme le *Draba verna*, le *Viola tricolor*, l'*Helianthemum vulgare* et tant d'autres qui peuvent nous apprendre à connaître ces différences élémentaires.

L'addition d'un caractère élémentaire nouveau aux caractères-types précédemment acquis, constitue ce que j'ai appelé une mutation *progressive*. Le nombre des unités s'en trouve changé, et voilà une conséquence très essentielle pour l'appréciation des croisements.

Une fois acquis, un caractère n'est pas nécessairement toujours doué de la faculté de devenir apparent dans le développement de l'individu, et d'imprimer à celui-ci les marques extérieures visibles dont il est la cause. Il peut perdre cette qualité, et sans qu'il soit perdu lui-même, devenir inactif. Dans ce cas, il garde sa place parmi les autres caractères, mais il ne se traduit pas dans le cours ordinaire des choses. Il a quitté, comme on dit, l'état actif pour rentrer à l'état latent. Dans cet état il peut être transmis de génération en génération, comme l'a démontré, il y a longtemps, Darwin.

La plupart de nos variétés horticoles, et beaucoup de variétés systématiques doivent leur origine à un changement de cette nature. C'est une mutation dans la direction atavique, une mutation *rétrogressive*, comme je l'ai nommée. Mais il est bien clair que le rapport entre une espèce avec son espèce-mère doit être tout autre qu'entre l'espèce et sa variété, même quand il s'agit du même caractère. Car l'espèce-mère ne possède pas du tout le caractère en question, ou si l'on veut, sa particule représentative, tandis que la variété la possède bien, mais seulement à l'état latent. Si l'on considère les deux croisements qui correspondent à cet exposé, le croisement entre une espèce et sa forme-mère impliquera un nombre inégal de caractères dans les deux parents de l'hybride, tandis que dans le croisement entre l'espèce et sa variété, le nombre des caractères sera égal des deux côtés.

La transition de l'état actif à l'état latent n'est pas le seul changement qu'un caractère élémentaire puisse subir; bien évidemment il peut aussi faire retour de l'état latent à l'état actif. Mais en outre, il y a des états intermédiaires. Dans ceux-ci le caractère ne se trahit que partiellement, dans un nombre resteint des individus ou des organes d'une même plante. Si cette apparition est rare, on peut appeler l'état du caractère demi-latent, si elle est fréquente, atteignant la moitié des individus ou environ, on a des races comme le trèfle à cinq feuilles, les fleurs doubles, etc. Ces formes jouissent ordinairement d'une très grande variabilité, qu'elles doivent à l'antagonisme de deux caractères qui ne sauraient se rendre visibles en même temps et dans le même organe, et qui luttent, pour ainsi dire, pour la préférence.

C'est toujours par une secousse ou mutation que l'état d'activité d'un caractère se trouve changé. Il n'y a pas lieu de distinguer entre toutes les possibilités qui s'offrent ici, et c'est pour cela que je les ai désignées toutes ensemble par le nom de *dégressives*. Les mutations dégressives et rétrogressives comprennent donc ensemble tous les changements brusques dans l'état d'activité des caractères élémentaires. Mais elles concordent en ce point que le nombre des particules représentatives ne se trouve pas changé.

La plupart de nos variations inconstantes, et qui doivent leur grande variabilité, d'après ce que je viens de dire, à l'antagonisme de deux caractères intimes qui s'excluent réciproquement dans les formes visibles des plantes, doivent être considérées comme devant leur origine à une mutation régressive. Au point de vue des croisements elles appartiendront au groupe, dans lequel le nombre des

qualités intimes est le même des deux côtés et se rattacheront par là aux croisements des variétés constantes ou d'origine rétrogressive.

Nous aurons ainsi, dans le domaine des caractères mutatifs, deux types de combinaisons pour les croisements, à savoir:

1° Les deux parents n'ont pas le même nombre de caractères élémentaires, leur différence est de nature progressive.

2° Les deux parents ont le même nombre de caractères élémentaires, mais un ou plusieurs de ceux-ci se trouvent dans un état d'activité différent (latent ou actif, semi-latent ou semi-actif). La différence est de nature rétrogressive ou dégressive.

En principe le premier type correspond aux croisements entre différentes espèces élémentaires, et le second aux croisements entre les variétés proprement dites. Et, à mon opinion, le meilleur serait de définir ces termes de *façon à rendre cette règle générale.*

Mes expériences ont eu pour but de décider si les résultats des hybridations répondent à ce que les déductions exposées ci-dessous en font attendre, et de savoir, au cas d'une réponse positive, de quelle nature serait la différence visible entre les deux types proposés. Je ferai précéder leur description par l'exposé de la thèse générale à laquelle elles m'ont conduit. Cette thèse peut s'exprimer comme il suit:

1° Les croisements entre des formes, dont la différence est de la nature de celle des espèces élémentaires ou progressive, donnent des hybrides constants.

2° Les croisements entre des formes, dont la différence est de la nature des variétés proprement dites, rétrogressive ou dégressive, donnent des hybrides dont la progéniture se disjoint suivant les lois découvertes par *Mendel* pour les Pois.

3° Quand la différence entre les deux parents d'un hybride est en partie de nature progressive et, pour d'autres caractères, de nature rétrogressive ou dégressive, la progéniture de l'hybride ne change pas pour les premiers, mais se disjoint pour les derniers.

Les deux premiers cas sont simples, mais relativement rares, le troisième est le cas ordinaire pour la grande majorité des croisements, exécutés par divers auteurs.

Je passe maintenant à la description de mes expériences[1]). J'en

---

1) Pour la description plus détaillée des expériences citées dans le texte ainsi que pour les indications littéraires, je renvoie le lecteur au second volume de mon *Mutationstheorie,* qui est en voie de paraître chez MM. Veit & Comp. Leipzig.

ai déjà exposé une partie dans une note insérée dans ce volume[1]), lorsque j'ai traité de la loi de disjonction, à laquelle sont soumis les croisements entre plantes présentant des caractères différents d'origine rétrogressive et dégressive. Dans cet article j'ai eu soin de ne choisir mes exemples que dans le premier groupe, parce qu'ils sont les plus clairs et les plus typiques. Pour cette raison, et pour les opposer aux faux hybrides de M. Millardet, je les ai appelés vrais hybrides, mais ce terme n'a pas été approuvé.

Comme les qualités de nature dégressive se rapprochent le plus des caractères rétrogressifs, je commencerai mon exposition par elles.

I. *Tricotylie.* — En croisant les races tricotyles héréditaires riches en individus à trois cotylédons avec les formes spécifiques correspondantes qui ne produisent cette anomalie que par exception, on obtient des hybrides dont la très grande majorité ne possède que deux cotylédons. J'ai obtenu ces hybrides par le croisement des races en question dans les *Antirrhinum majus*, *Cannabis sativa* et *Papaver Rhoeas*. On a donc pour premier résultat, conforme aux lois de disjonction, que les hybrides de la première génération se conforment au caractère-type spécifique, c'est-à-dire au caractère le plus ancien au point de vue phylogénétique. Seulement cette conformation n'est pas absolue, car ordinairement cette première génération d'hybrides est un peu plus riche en individus à trois cotylédons que la forme typique.

En fertilisant ces hybrides entre eux ou avec leur propre pollen, à l'abri de toute influence extérieure, on obtient des graines qui donnent la seconde génération. Celle-ci se montre disjointe, elle contient trois sortes d'individus. Les uns sont des hybrides comme leurs parents, les autres sont retournés en partie au caractère du grand-père et en partie à celui de la grand-mère.

Toutefois on ne peut pas observer ce fait sur les individus de la seconde génération eux-mêmes, il est nécessaire de semer leurs graines, recueillies isolément pour chaque pied. En faisant ces semis, et en dénombrant leurs résultats, on s'assure que les hybrides de la seconde génération peuvent se répéter dans la troisième et que la race héréditaire tricotylidonée peut être isolée, comme le font prévoir les formules de Mendel. Le dénombrement exact se heurte dans ces expériences à de très grandes difficultés, étant donnée la

1) Sur les unités des caractères spécifiques et leur application à l'étude des hybrides. (*Opera VI*, p. 256.)

variabilité transgressive des races employées pour les croisements, toutefois on peut se convaincre que le rapport entre les types du grand-père, de la grand'mère et de l'hybride est essentiellement le même qu'on trouve pour les hybrides des qualités rétrogressives, c'est-à-dire de 1:1:2.

II. *Syncotylie.* — J'ai choisi pour mes croisements la forme *Helianthus annuus syncotyleus* que j'ai décrite à la page 506, *Opera V.* J'ai combiné cette race avec une variété d'*Helianthus annuus* très pauvre en individus à cotylédons soudés. Les hybrides avaient pour la plupart des cotylédons libres, seulement il y avait un peu plus d'exemplaires syncotylés que dans la forme type. Ces hybrides, fécondés entre eux, ont donné une seconde génération qui s'est montrée disjointe de la même façon que dans les races tricotylées décrites ci-dessus. Une partie est restée hybride, une autre est retournée au type du grand-père, tandis que la troisième a amené le caractère de la grand'mère, et cela, autant que les chiffres permettent d'en juger, d'après la formule 2:1:1 citée plus haut.

III. *Fleurs striées d'Antirrhinum majus.* Les variétés striées de cette espèce sont composées en partie d'individus à fleurs striées, et en partie d'exemplaires à fleurs uniformément rouges. En croisant cette forme avec une variété blanche, on ne peut donc pas s'attendre à obtenir une génération d'hybrides plus uniforme que la variété pure elle-même. J'ai exécuté ce croisement en 1897; presque tous les hybrides (228 exemplaires) étaient striés, à l'exception de 7 qui n'avaient que des fleurs rouges. La couleur blanche a été totalement récessive. L'année suivante j'ai fécondé quelques hybrides striés par leur propre pollen, et leur progéniture (125 exemplaires) s'est disjointe conformément à la formule de Mendel, 67 % était striés, 2 % rouges et 31 % blancs. Le caractère récessif est donc réapparu dans une proportion, s'approchant de 25 %, le nombre moyen qui se déduit des formules.

Les fleurs striées de *Papaver nudicaule* et les fruits striés du *Zea Mais* dit "Arlequin" se comportent de la même manière.

IV. *Le trèfle à cinq feuilles* suit la même loi dans ses croisements avec le trèfle ordinaire. Les hybrides sont un pleu plus riches en feuilles à 4–5 folioles et peuvent être reconnus à ce caractère. Par ce moyen il est relativement aisé de les distinguer du type spécifique, mais de l'autre côté la limite entre les hybrides et les individus retournés au type de la race est très vague et incertaine. J'ai trouvé

dans la seconde génération, pour 220 plantes, 52 % d'individus hybrides ou retournés à la race anormale et 15 % d'individus retournés au type spécifique.

V. *La panachure des feuilles* a été étudiée par des croisements entre une race panachée et une race verte de l'*Oenothera Lamarckiana.* Les hybrides étaient pour la plupart verts, mais il y en avait aussi de panachés, ce qui s'explique en observant que la race verte employée n'était pas pure, mais produisait elle-même de temps en temps des individus à feuillage bigarré. De même pour le croisement entre les races correspondantes de *Nicotiana macrophylla.*

VI. *Les fleurs doubles* ont été croisées avec les formes correspondantes simples dans diverses variétés de Pavot (*Papaver somniferum*). Les hybrides sont ordinairement simples, ou ne présentent que de rares étamines pétaloïdes. Toutefois ils peuvent de temps en temps montrer le caractère double à un degré plus ou moins élevé. Mais la duplicature normale ne réapparaît ordinairement que dans la seconde génération, et cela dans la mesure prescrite par la formule de Mendel. Pour cinq croisements, après avoir fertilisé les hybrides par leur propre pollen, j'ai eu en moyenne 27 % de plantes à fleurs complètement doubles, tandis que la règle de Mendel en exige 25 %. Les autres (79 %) étaient en partie des hybrides, qui se disjoignirent de nouveau dans la génération suivante, et en partie des exemplaires à fleurs simples, dont la progéniture est restée constante.

VII. *Les fleurs à pétales laciniés* du Pavot somnifère se sont conduites dans les croisements avec les formes normales de la même manière.

VIII. *La polycéphalie* des Pavots suit encore les mêmes lois. Les hybrides ont très rarement des étamines métamorphosées et se disjoignent dans la deuxième génération en trois types, l'un hybride, les deux autres à caractère constant, d'un côté à étamines normales et de l'autre à carpelles surajoutés.

Dans la troisième génération les hybrides de la seconde se disjoignirent de nouveau en produisant de 25 à 37 % d'individus à carpelles secondaires.

En résumant les résultats de ces expériences, on voit que les caractères dégressifs étudiés dans leurs croisements avec les formes correspondantes se conduisent en général comme le demandent les formules de Mendel. La nécessité de cultures très amples et la variabilité transgressive peuvent diminuer l'exactitude des chiffres

trouvés, et sans doute il sera nécessaire de répéter ces expériences sur une plus grande échelle, toutefois, il me paraît que la thèse principale peut être regardée dès maintenant comme bien fondée.

Cette conclusion, combinée aux faits exposés dans ma note précédente nous conduit donc à admettre l'exactitude de la deuxième des propositions énoncées ci-dessus (p. 358), que les croisements entre des formes, dont la différence est de la nature des variétés proprement dites, rétrogressive ou dégressive, donne des hybrides dont la progéniture se disjoint selon les formules données par Mendel pour les Pois.

La première de ces trois propositions traite des différences qui sont de la nature de celles des espèces élémentaires, c'est-à-dire de nature progressive. Elles donnent dans leurs croisements des hybrides à progéniture constante. Cette proposition repose en partie sur des hybridations que j'ai exécutées moi-même, mais principalement sur l'étude de différentes races hybrides constantes produites ou découvertes par d'autres auteurs.

Pour étudier ce genre de croisements j'ai choisi principalement le genre *Oenothera*, et dans celui-ci le sous-genre *Onagra*, dont les formes sont si affines qu'elles ont souvent été réunies par les auteurs en deux ou même en une seule espèce systématique (*O. biennis*). Ces formes sont néanmoins bien tranchées et bien constantes. J'ai tâché de produire les hybrides entre les principales espèces de ce groupe, que j'avais en culture, mais je ne suis pas encore parvenu à avoir des générations successives de chaque hybride. Je choisirai pour exemple le croisement entre les *Oenothera muricata L.* et *Oe. biennis L.*, qui sont, chez nous, des espèces très répandues et bien connues. J'ai exécuté le croisement en 1895, en choisissant l'*Oe. muricata* comme mère. J'en ai eu de 1896 à 1900 quatre générations successives, qui ont montré toutes le même type, sans aucun changement et sans aucune disjonction. Les hybrides avaient le port de l'*Oe. biennis*, ses feuilles et ses fleurs. Mais les feuilles des rosettes étaient plus étroites, et l'épi des fleurs était plus dense, deux caractères de l'*Oe. muricata.* Toutes ces plantes avaient une fertilité très amoindrie; dans la plupart des auto-fécondations que j'ai exécutées, je n'ai obtenu qu'un très petit nombre de graines. Pour cette raison, mes cultures ne comprenaient chaque année qu'un nombre limité d'individus; j'en ai eu en tout environ 400, dont 100 ont fleuri, j'ai obtenu la quatrième génération en 1902 et plusieurs plantes ont fleuri. Mais l'été de cette année a été très défavorable à mes cultures et je n'ai recueilli aucune graine. Toutefois, une bonne partie

de mes plantes sont restées à l'état de rosettes et fleuriront probablement en 1903.

Les *Oenothera muricata* et *biennis* qui ne se distinguent pas par des caractères comme on les rencontre ordinairement dans les variétés d'autres plantes, mais seulement par des marques analogues à celles d'autres espèces élémentaires, donnent donc des hybrides, dont tous les caractères sont constants dans les générations successives. J'ai vérifié ce résultat pour d'autres croisements dans le même genre, mais il va de soi qu'il y a aussi des formes dont les caractères sont de nature rétrogressive et dégressive, et qui, pour cette raison, suivent les lois de Mendel, je citerai comme exemple l'*Oe. brevistylis.*

Le nombre des races hybrides, dont tous les caractères sont constants, n'est naturellement pas grand.

La plus connue est l'*Aegilops speltaeformis* ou (*Ae. ovata* × *Triticum vulgare*) × *Triticum vulgare*, produit et étudié par Godron. Dans le genre *Anemone* M. Janczewski a décrit plusieurs hybrides, et la combinaison *A. magellanica* × *A. sylvestris* donne une race constante et féconde, que M. Janczewski n'hésite pas à considérer comme une nouvelle espèce. Le *Medicago media* (*M. falcata* × *sativa*) est un hybride de la grande culture, qui a été produit expérimentalement par M. Urban et qui est tout-à-fait constant. L'*Epilobium tetragonum* × *montanum* est resté le même pendant quatre générations. Plusieurs hybrides d'Orchidées sont devenus des races bien fixées. *Geum intermedium, Veronica Andersonii* et quelques autres hybrides peuvent être cités à l'appui de la même thèse.

A ces arguments on peut joindre la liste très remarquable d'hybrides spontanés qui se propagent par leurs graines dans la nature sans éprouver de changements, que Kerner de Marilaun a dressée dans différentes publications. Je relève les *Rhododendron intermedium, Salvia sylvestris, Nuphar intermedium, Epilobium scaturigerum, Brunella hybrida,* toutes formes hybrides sauvages et constantes, et je joins à cette liste les observations correspondantes du même auteur sur les hybrides suivants: *Asplenium germanicum, Corydalis pumila, Hieracium brachiatum, Marrubium remotum,* etc.

Quant à notre troisième catégorie, comprenant les hybrides à caractères en partie constants et en partie sujets aux lois de disjonction, ils sont tellement abondants dans la nature et dans la culture, qu'il ne me paraît pas nécessaire d'en donner des exemples.

Les résultats des croisements publiés dans les dernières années par MM. Cuénot, Bateson, Correns, Tschermak et autres, me semblent confirmer la thèse proposée dans cette note et les exceptions

apparentes se dissiperont sans aucun doute par un examen plus approfondi.

L'explication du principe énoncé peut être trouvée dans l'hypothèse que Mendel a donnée à propos de sa loi. Il suppose qu'au moment de la production des cellules sexuelles les qualités antagonistes sont simplement échangées, et que cet échange suit la loi de la probabilité. Mais pour un tel échange il est évidemment nécessaire que chaque qualité trouve son adversaire. Or, c'est naturellement le cas pour les différences de nature rétrogressive et dégressive, les deux parents d'un hybride possédant pour le point en question la même particule représentative, mais à des états d'activité différents. D'un autre côté, les différences d'origine progressive entre deux formes choisies pour un croisement impliquent justement que le caractère en question est présent dans l'une, mais manque dans l'autre. Donc, il n'y a pas d'antagonisme et un échange est impossible.

Cet échange étant la cause première de la disjonction, ce phénomène ne saurait donc se produire.

L'échange des particules représentatives et la loi de disjonction s'appliquent selon toute probabilité partout où il y a antagonisme de ces particules, en premier lieu à la fécondation normale, mais aussi aux différences entre les individus, causées par la variation fluctuante ou individuelle.

Les propositions énoncées s'appliquent à l'état normal ou immutable des caractères. Dans les périodes de mutabilité les unités spécifiques se trouvent dans un état d'équilibre instable et suivent, pour cette raison, d'autres lois dans leurs croisements.

(Revue générale de Botanique, Tome XV [1903], page 241.)

THE EVIDENCE OF EVOLUTION.[1]

The noble aim of university teaching is the lifting up of mankind to a higher appreciation of the ideas of life and truth. It has to cultivate the most intimate connection between theory and practise, between abstract science and actual life. Throughout the world of research this connection is felt to be the real stimulus of the work, the very basis of its existence. American universities and American science have developed themselves on this leading principle, and it is especially on this account that high admiration is given them by their European sisters. Nowhere in this world is the mutual concourse between practise and science so general as here, and nowhere is the influence of the universities so widely felt as in this country. Perfect freedom of thought and investigation, unhampered rights of professing and defending one's conviction, even if it should be wholly contrary to the universal belief, are the high privileges of all real universities. Wealthy citizens spend their possessions in the founding of such institutions, convinced that this is the best way of promoting public welfare. The government liberally supplies funds for scientific research, whenever its application to practical business is clear. Your system of promoting agriculture by means of experiment stations, of scientifically conducted farm-cultures, of inquiries in all parts of the world, and of collecting, introducing and trying all kinds of plants that might become useful crops, is not only admired, but even highly envied by us Europeans.

It is not without hesitation that I have accepted the honorable invitation to speak before this renowned center of learning. The ideas to which I have been conducted by my experiments are to a large degree different from current scientific belief. But I have trusted to your willingness to listen to new facts and divergent convictions, and to your readiness to acknowledge whatever spark of truth might be found in them. Unbiased by prejudice, the calm air of the university and the enthusiasm of youth seeking only truth

1) Convocation address, University of Chicago, September 2, 1904.

and convinced that only pure truth can bring real progress are the judges to which I gladly submit my conceptions.

My ideas have grown slowly, and have only reached their definiteness and full development under the protection of the high principles of university freedom. I have needed nearly twenty years to develop them and to gather the evidence by means of which I hope to convince you. I kept my secret until some years ago, and worked only for myself. In this respect old universities, as ours are in Europe, have a distinct advantage over your young American institutions. With you all is sparkling and boiling, with us it is the quietness of solitude, even in the midst of a busy city. But your students and teachers are expected to show what they are doing, and to produce their results at short intervals. In Europe, on the contrary, we are trusted and left free even on this point. Hardly anybody has ever asked me what I was doing, and even those who from time to time visited my garden were content with what I could show them, without telling my real difficulties and my real hopes.

To my mind, this is a high privilege. The solution of the most intricate problems often does not require vast laboratory equipment, but it always requires patience and perseverance. Patience and perseverance in their turn require freedom from all pressure, and especially from the need of publishing early and often unripe results. Even now I would prefer to spend this hour in recounting the obligations which the doctrine of evolution is under to such men as Lamarck and Darwin. I should like to point out how they have freed inquiry from prejudice and drawn the limits between religion and science; how they have caused the principle of evolution to be the ruling idea in the whole dominion of the study of the organic world, and how this idea has been suggestive and successful, comprehensive and hopeful during a whole century of continuous research. Everywhere it is recognized to take the leadership. It has been the means of innumerable discoveries, and whole sciences have been started from it. Embryology and ontogeny, phylogeny and the new conceptions of taxonomy, paleontology of plants and of animals, sociology, history and medicine, and even the life history of the earth on which we live, are in reality in their present from the products of the idea of evolution.

Instead of telling you of my own work, I should like to sketch the part which of late the scientists of the United States have taken in this work. Mainly in two lines a rapid advancement has been

inaugurated in this country. I refer to the pure university studies and the work of the agricultural stations. Highly valuable is the application of science to agriculture in the improvement of races. Each of you knows how this artificial production of races of animals and plants was one of the great sources of evidence on which Darwin founded his theory. But at his time the available evidence was only very scanty when we compare it with the numerous facts and the improved methods which now are the result of half a century's additional work. America and Europe have combined in this line, and the vast amount of facts, heaped up by numerous investigators and numerous well-equipped institutions, has produced quite a new basis for a critical review of Darwin's theory.

I have tried to combine all these too dispersed facts and to bring them together, in order to obtain a fuller proof for the main points of Darwin's conception. In one subordinate point my results have been different from those of Darwin, and it is this point which I have been invited by the kindness of your president to discuss before you.

Darwin's theory is commonly indicated as the theory of natural selection. This theory is not the theory of descent. The idea of descent with modification, which now is the basis of all evolutionary science, is quite independent of the question how in the single instances the change of one species into another has actually taken place. The theory of descent remains unshaken even if our conception concerning the mode of descent should prove to be in need of revision.

Such a revision seems now to be unavoidable. In Darwin's time little was known concerning the process of variability. It was impossible to make the necessary distinctions. His genius recognized two contrasting elements; one of them he called sports, since they came rarely, unexpectedly and suddenly; the other he designated as individual differences, conveying thereby the notion of their presence in all individuals and at all times, but in variable degrees.

Sports are accidental changes, resulting from unknown causes. In agricultural and horticultural practise they play a large part, and whenever they occur in a useful direction, they are singled out by breeders and become the sources of new races and new varieties. Individual differences are always present, no two persons being exactly alike. In the same way the shepherd recognizes all his sheep by distinct marks, and to find two ears in a field of wheat which can not be distinguished from one another by some peculiarity is a

proposition which everybody knows to be impossible. Many highly improved races of forage plants and agricultural crops have been produced by intelligent breeders simply on the ground of these always available dissimilarities. They can be selected and accumulated, augmented and heaped up, until the new race is distinctly preferable to the original strain.

In ordinary agricultural breeding, however, it is very difficult to distinguish sharply between these two principles. Moreover, for practical purposes, this distinction has no definite use. The practise of selection is nearly the same in both cases, and, besides hybridizing, with which we are not now concerned, selection is as yet practically the only means for the breeder to improve his races. Hence it came that at Darwin's time there was no clear distinction between the two types of variations, at least not to such an extent that a theory of the origin of species could confidently rely upon it.

Quetelet's celebrated law of variability was published only some years after the appearance of Darwin's 'Origin of Species.' Variability seemed until then to be free from laws, and nearly everything could be ascribed to it or explained by it. But the renowned Belgian scientist showed that it obeys laws exactly in the same way as the remainder of the phenomena of nature. The law which rules it is the law of probability, and according to this law the occurrence of variations, their frequency and their degree of deviation can be calculated and predicted with the same certainty as the chance of death, of murders, of fires and of all those broad phenomena with which the science of sociology and the practise of insurance are concerned.

The calculations of probable variations based on this most important law did not, however, respond to the demands of evolution. Specific characters are usually sharply defined against one another. They are new and separate units more often than different degrees of the same qualities. Only with such, however, Quetelet's law is concerned. It explains the degrees, but not the origin, of new peculiarities. Moreover, the degrees of deviation are subject to reversion to mediocrity, always more or less returning in the progeny to the previous state. Species, on the contrary, are usually constant and do not commonly or readily revert into one another. It is assumed that from time to time specific reversions occur, but they are too rare to be comparable with the phenomena which are ruled by the law of probability.

A thorough study of Quetelet's law would no doubt at once have

revealed the weak point in Darwin's conception of the process of evolution. But it was published as part of a larger inquiry in the department of anthropology, and for years and years it has been prominent in that science, without, however, being applied to the corresponding phenomena of the life of animals and of plants. Only of late has it freed itself from its bounds, transgressed the old narrow limits, and displayed its prominent and universal importance as one of the fundamental laws of living nature.

In doing so, however, it has become the starting point for a critical review of the very basis of Darwin's conception of the part played by natural selection. It at once became clear that the phenomena which are ruled by this law, and which are bound to such narrow limits, can not be a basis for the explanation of the origin of species. It rules quantities and degrees of qualities, but not the qualities themselves.

Species, however, are not in the main distinguished from their allies by quantities, nor by degrees; the very qualities may differ. The higher animals and plants are not only taller and heavier than their longforgotten unicellular forefathers; they surpass them in large numbers of special characters, which must have been acquired by their ancestors in the lapse of time. How such characters have been brought about is the real question with which the theory of evolution is concerned. Now if they can not be explained by the slow and gradual accumulation of individual variations, evidently the second alternative of Darwin's original proposition remains. This was based on the sports, on those rare and sudden changes which from time to time are seen to occur amongst cultivated plants, and which in these cases give rise to new strains. If such strains can be proved to offer a better analogy to real systematic species, and if the sudden changes can be shown to occur in nature as well as they are known to occur in the cultivated condition, then in truth Darwinism can afford to lose the individual variations as a basis. Then there will be two vast dominions of variability, sharply limited, and sharply contrasted with one another. One of them will be ruled by Quetelet's law of probability, and by the unavoidable and continuous occurrence of reversions. It will reign supreme in the sciences of anthropology and sociology. Outside of these, the other will become a new domain of investigation, and will ask to be designated by a new name. Fortunately, however, a real new designation is not required, since previous to Darwin's writings the same questions were largely discussed, and since in these discussions a distinct

name for the sudden and accidental changes of species into one another was regularly used. At that time they were called 'mutations', and the phenomenon of mutability was more or less clearly distinguished from that of variability in a more limited sense. Especially in France a serious scientific conflict raged on this point about the middle of the last century, and its near relation to religious questions secured it a large interest. Jordan and Godron were the leaders and numerous distinguished botanists and zoologists enrolled themselves under their banners. They cleared part of the way for Darwin and collected a large amount of valuable evidence. Their facts pleaded for the sharp and abrupt delimitation of their species, and asked for another explanation than that which was derived from the ordinary, slow and continuous variations.

Their evidence, however, was not complete enough to command the decision in their behalf. The direct proof of the sudden changes could not be offered by them, and they allowed themselves to be driven to the acceptance of supernatural causes on this account. Thereby, however, they lost their influence upon the progress of science, and soon fell into oblivion.

Instead of following this historical line, however, I have now to point out one of the weightiest objections against the conception of the origin of species by means of slow and gradual changes. It is an objection which has been brought forward against Darwin from the very beginning, which has never relented, and which often has threatened to impair the whole theory of descent. It is the incompatibility of the results concerning the age of life on this earth, as propounded by physicists and astronomers, with the demand made by the theory of descent.

The deductions made by Lord Kelvin and others from the central heat of the earth, from the rate of the production of the calcareous deposits, from the increase of the amount of salt in the water of the seas, and from various other sources, indicate an age for the inhabitable surface of the earth of some millions of years only. The most probable estimates lie between twenty and forty millions of years. The evolutionists of the gradual line, however, had supposed many thousands of millions of years to be the smallest amount that would account for the whole range of evolution, from the very first beginning until the appearance of mankind.

This large discrepancy has always been a source of doubt and a weapon in the hands of the opponents of the evolutionary idea, and it is especially in this country that much good work has been done

to overcome this difficulty. The theory of descent had to be remolded. On this point conviction has grown in America during the last decades with increasing rapidity. Cope's works stand prominent amongst all, and much valuable discussion and evidence has been brought together.

The decision, however, could only be gained by a direct study of the supposed mutations, but no distinct cases of mutability were at hand to provide the material. Discussions took the place of inquiry, and a vast amount of literature has broadly pictured all the possibilities and all the more or less plausible explanations without being able to give proof or disproof.

In this most discouraging state of things I concluded that the only way to get out of the prevailing confusion was to return to the method of direct experimental inquiry. Slow and gradual changes were accepted to be invisible or nearly so; mutations, however, would be clear and sharp, although of rare occurrence. I determined to start on a search for them, and tried a large number of species, partly native forms of my own country and partly from different sources. Each of them had to be tried as to its constancy, and large numbers of seedlings had to be produced and compared. The chance of finding what I wanted was of course very small, and consequently the number of the experiments had to be increased as far as possible.

Fortune has been propitious to me. It has brought into my garden a series of mutations of the same kind as those which are known to occur in horticulture, and moreover it has afforded me an instance of mutability such as would be supposed to occur in nature. The sudden changes, which until yet were limited to the experience of the breeders, proved to be accessible to direct experimental work. They can not yet in truth be produced artificially, but, on the other hand, their occurrence can be predicted in some cases with enough probability to justify the trial. Color changes in flowers, double flowers, regular forms from labiate types, and others have been produced more or less at will in my garden, and under conditions which allowed of a close scientific study. The suddenness of the changes and the perfection of the display of the new characters from the very beginning were the most striking results.

These facts, however, only gave an experimental proof of phenomena which were historically known to occur in horticulture. They threw light upon the way in which cultivated plants usually produce new forms, but between them and the real origin of species in nature the old gap evidently remained.

This gap, however, had to be filled out. Darwin's theory had concluded with an analogy, and this analogy had to be replaced by direct observation.

Success has attended my efforts even on this point. It has brought into my hands a species which has been taken in the very act of producing new forms. This species has now been observed in its wild locality during eighteen years, and it has steadily continued to repeat the phenomenon. I have brought it into my garden, and here, under my very eyes, the production of new species has been going on, rather increasing in rate than diminishing. At once it rendered superfluous all considerations and all more or less fantastical explanations, replacing them by simple fact. It opened the way for further investigations, giving nearly certainty of a future discovery of analogous processes. Whether it is *the* type of the production of species in nature or only *one* of a more or less large group of types can not yet be decided, but this is of no importance in the present state of the subject. The fact is that it has become possible to see species originate, and that this origin is sudden and obeys distinct laws.

The species which yielded these important results is an American plant. It is a native of the United States, and nearly allied to some of the most common and most beautiful among the wild flowering plants of this country. It is an evening primrose, and by a strange but fortunate coincidence bears the name of the great French founder of the theory of evolution. It is called 'Lamarck's evening primrose,' and produces crowns of large and bright yellow flowers, which have even secured it a place amongst our beloved garden plants.

The most interesting result which the observation and culture of this plant, have brought to light is a fact which is in direct opposition to the current belief. Ordinarily it is assumed that new species arise by a series of changes in which all the individuals of a locality are equally concerned. The whole group is supposed to be modified in a distinct direction by the agency of the environmental forces. All individuals from time to time intercross, and are thereby assumed to keep equal pace in the line of modification, no single one being allowed to go distinctly ahead of the others. The whole family gradually changes, and the consequence would be that the old form disappears in the same degree as the new makes its appearance.

This easy and plausible conception, however, is plainly contradicted by the new facts. There is neither a gradual modification nor a common change of all the individuals. On the contrary, the main

group remains wholly unaffected by the production of new species. After eighteen years it is absolutely the same as at the beginning, and even the same as is found elsewhere in localities where no mutability has been observed. It neither disappears nor dies out, nor is it ever diminished or changed in the slightest degree.

Moreover, according to the current conception, a changing species would commonly be modified into only one other form, or at best become split into two different types, separated from one another by flowering at different seasons, or by some other evident means of isolation. My evening primrose, however, produces in the same locality, and at the same time, from the same group of plants, quite a number of new forms, diverging from their prototype in different directions.

Thence we must conclude that new species are produced sideways by other forms, and that this change only affects the product, and not the producer. The same original form can in this way give birth to numerous others, and this single fact at once gives an explanation of all those cases in which species comprise numbres of subspecies, or genera large series of nearly allied forms. Numerous other distinct features of our prevailing classification may find on the same ground an easy and quite natural explanation.

To my mind, however, the real significance of the new facts is not to be found in the substitution of a new conception for the now prevailing ideas; it lies in the new ways which it opens for scientific research. The origin of species is no longer to be considered as something beyond our experience. It reaches within the limits of direct observation and experiment. Its only real difficulty is the rarity of its occurrence; but this, of course, may be overcome by persevering research. Mutability is manifestly an exceptional state of things if compared with the ordinary constancy. But it must occur in nature here and there, and probably even in our immediate vicinity. It has only to be sought for, and as soon as this is done on a sufficiently large scale the study of the origin of species will become an experimental science.

New lines of work and new prospects will then be opened, and the application of new discoveries and new laws on forage crops and industrial plants will largely reward the patience and perseverance required by the present initial scientific studies.

(Science, N. S. Vol. XX, No. 508, Pag. 395–401, September 23, 1904.)

UEBER DIE DAUER DER MUTATIONSPERIODE BEI OENOTHERA LAMARCKIANA.

Auf einem verlassenen Felde zwischen 's Graveland und Hilversum, unweit Amsterdam, zeigt die *Oenothera Lamarckiana* einen Grad der Mutabilität, wie ihn bis jetzt keine andere Pflanze aufgewiesen hat. Man findet auf diesem Felde theils constante, sich selbst fortpflanzende Nebenarten, theils solche, welche von Zeit zu Zeit aus den Samen der normalen Individuen hervorgehen, ohne selbst an Ort und Stelle ihre Samen auszubilden.

Zu den ersteren gehören die *Oenothera laevifolia* und *O. brevistylis.* Beide fand ich zuerst im Jahre 1886 und seitdem nahezu alljährlich. Die *Oenothera laevifolia* findet sich stets ungefähr an derselben Stelle des Feldes, wo sie zuerst erschien. Im Sommer 1905 fand ich dort mehrere Exemplare, welche namentlich an den eigenthümlichen, oft eirunden, oft zugespitzten Blumenblättern leicht kenntlich waren[1]). Die *Oenothera brevistylis* hat im Laufe der Jahre, wegen der Ausdehnung der Bepflanzung mit Eichen, ihren Platz gewechselt, ohne jemals zu verschwinden; ich sammelte im Frühling dieses Jahres eine Rosette, welche seitdem in meinem Garten geblüht hat.

Die sich wiederholenden Mutationen beobachtet man theils auf dem Felde selbst, theils wenn man dort Samen einsammelt und diese im Garten aussät. So beobachtete ich z. B. daselbst im September 1902 die *Oenothera lata* in Blüthe, und erhielt ich sie ebenfalls in meinem Garten aus im Herbst 1901 im Freien gereiften Samen.

Diese Fähigkeit zu mutiren hat sich in den Culturen meines Gartens erhalten und zeigte sich ebenfalls in anderen botanischen Gärten, denen ich meine Samen zugesandt habe. Sie wurde namentlich im botanischen Garten zu New York von Dr. D. T. MacDougal, Miss A. M. Vail, Dr. G. H. Shull und Dr. J. K. Small ausführlich studirt. Die von diesen Forschern bis dahin erzogenen Mutanten stimmen genau mit den in Amsterdam beobachteten überein[2]),

---

1) Für die Beschreibung und für die Abbildungen dieser und der übrigen neuen Arten verweise ich auf: *Die Mutationstheorie*, Bd. I, 1901, S. 212 ff.

2) D. T. MacDougal, assisted by A. M. Vail, G. H. Shull and J. K. Small, Mutants and Hybrids of the Oenotheras. Carnegie Institution of Washington, Publication 24, Exp. Evol. Station, Cold Spring Harbor No. 2, 1905. Ferner MacDougal, Mutations in plants. Contrib. N. Y. Bot. Garden, No. 48, 1903.

während der Werth der unterscheidenden Merkmale und die Berechtigung, die neuen Formen als Arten von der *Oenothera Lamarckiana* zu trennen, durch die statistischen Ermittelungen von Dr. Shull in ein klares Licht gestellt wurden[1]).

In meiner Mutationstheorie musste ich es unentschieden lassen, ob diese Mutabilität an Ort und Stelle entstanden sei, oder ob sie vielleicht bereits zu Anfang in den ausgesäten Samen vorhanden war[2]).

Um diese Frage zu beantworten, habe ich schon damals Samen aus dem Grosshandel bezogen, hatte aber erst neuerlich die Gelegenheit, diese in befriedigender Weise auf ihren etwaigen Gehalt an Mutanten zu prüfen. Um jeder Gefahr vorzubeugen, kaufte ich diese Samen kurze Zeit bevor ich diejenigen meiner eigenen Culturen dem Tauschhandel der botanischen Gärten übergab.

Die eine Probe wurde im Winter 1901—1902 von den Herren Haage und Schmidt in Erfurt bezogen. Ihr Studium war namentlich deshalb wichtig, weil auch die Pflanzen des oben erwähnten Fundortes aus einer Erfurter Gärtnerei stammten. Aus diesen Samen erzog ich über 2000 Keimlinge und erhielt darunter eine Rosette von *Oenothera rubrinervis*, eine von *Oenothera oblonga* und drei Pflanzen von *Oenothera nanella*, von denen eine reichlich geblüht hat. Dazu kamen noch ein Dutzend Keimpflanzen, welche deutlich abweichende Merkmale zeigten, welche es mir aber nicht gelang, soweit zu cultiviren, dass eine sichere Bestimmung möglich geworden wäre. Die *Oenothera rubrinervis* und *O. nanella* sind bekanntlich bereits in jungen, wenigblättrigen Rosetten leicht und sicher zu erkennen, während das Exemplar der *Oenothera oblonga* eine kräftige Rosette von 30—40 Wurzelblättern von über 20 cm Länge bildete und bis in den Winter die Merkmale ihrer Art deutlich zeigte.

---

1) Dr. G. H. Shull, ebendaselbst S. 36—55.

2) Vergl. *Die Mutationstheorie* Bd. I, S. 217, und *Species and Varieties: their Origin by Mutation*, Chicago 1905, Chapter XVIII. Die in diesen beiden Werken entwickelten Ansichten wurden namentlich in der Sitzung der American Society of Naturalists im Dezember 1904 zu Philadelphia einer vielseitigen Kritik unterzogen. Vergl. die Vorträge von Castle, Conklin, Dwight, Bailey, Wheeler und MacDougal in Science, N. S. Vol. XXI, No. 536, S. 521—543. Von sonstigen Kritiken hebe ich hier nur hervor L. Plate, Die Mutationstheorie im Lichte zoologischer Tatsachen. Cps. rs. 6e Congrès intern. de Zoologie, Berne 1904, S. 203 und G. H. Shull, Species and Varieties, Torreya, Vol. 5, Mai 1905, S. 89. Die Beziehungen zwischen Selection und Mutation sind namentlich von T. H. Morgan auseinandergesetzt worden in The Popular Science Monthly, Mai 1905, S. 54.

Die andere Probe erhielt ich von den Herren Vilmorin, Andrieux & Co. zu Paris im Winter 1898—1899. Einen Theil dieser Samen säte ich im Jahre 1899 aus und befruchtete die Blüthen mit ihrem eigenen Blüthenstaub unter Ausschluss des Insektenbesuches. Die davon geernteten Samen dienten mir zur Ermittelung der Mutabilität. Ein Versuch ergab auf 3500 Keimlinge 14 *Oenothera nanella*, 3 *O. lata*, 3 *O. scintillans*, 1 *O. albida*, 1 *O. oblonga* und einige sonst abweichende Formen. Also im ganzen etwa 0,7 % Mutanten. Eine zweite Probe gab auf 600 Keimlinge 3 *Oenothera lata*, 1 *O. nanella* und eine Pflanze, welche anfänglich die Merkmale der *Oenothera rubrinervis* zeigte, aber durch einen Zufall zu früh verloren ging.

Aus diesen Culturen geht somit hervor, dass auch die im Handel befindlichen Samen Mutationserscheinungen zeigen und dabei dieselben Formen hervorbringen, welche auf dem erwähnten Felde und in meinen Culturen die häufigsten sind. Es ist daher klar, dass die Mutationsperiode nicht auf jenem Felde entstanden ist, wo die Verbreitung der *Oenothera Lamarckiana* etwa 1875 angefangen hat, sondern dass ihr Anfang wenigstens bis auf den gemeinschaftlichen Ausgangspunkt der besprochenen Culturlinien zurückzuführen ist.

Dieser Ausgangspunkt fällt, allem Anscheine nach, mit der Einfuhr der Pflanze aus Amerika in die europäischen Gärtnereien zusammen. Die Handelsfirmen Haage und Schmidt und Vilmorin haben die *Oenothera Lamarckiana* zum ersten Male in ihren Samenkatalogen von 1862 bezw. 1863 angeboten, nachdem sie selbst ihre Samen von einer anderen Handelsgärtnerei bezogen hatten[1]).

Die Samenhandlung von Ernst Benary zu Erfurt, aus deren Culturen die jetzt bei Hilversum wild wachsenden Oenotheren stammen, hat die *Oenothera Lamarckiana* zum ersten Male im Jahre 1861 in ihrem Katalog aufgeführt, und zwar infolge einer Empfehlung der Royal Horticultural Society in London[2]). In der Illustration Horticole von 1862 (Tafel 318) teilt der Herausgeber, Ch. Lemaire, mit, dass Herr Ambroise Verschaffelt, der bekannte Handelsgärtner in Gent (Belgien), gleichfalls um dieselbe Zeit zuerst die Cultur

---

1) Diese Angaben verdanke ich der Freundlichkeit der Herren Haage und Schmidt in Erfurt und des Herrn Jacques L. de Vilmorin in Paris. Es sei mir gestattet, ihnen dafür an dieser Stelle meinen besten Dank auszusprechen. Die Firma Haage und Schmidt hat die Samen direkt aus England, die Herren Vilmorin haben die ihrigen ein Jahr später von einem anderen Samenhändler bezogen.

2) Auch Herrn Benary gestatte ich mir für die freundliche Mitteilung obiger Daten meinen Dank auszusprechen.

dieser Pflanze eingeführt hat. Er bezog seine Samen von den Herren Carter & Co., Handelsgärtnern zu High Holborn bei London, welche sie damals dem Grosshandel darboten. Diese hatten die Pflanze aus Samen erzogen, welche sie drei oder vier Jahre vorher aus Texas bekommen hatten. Die Samen waren ohne Namen eingeführt; die Pflanze wurde von Lindley bestimmt[1]).

Diese gleichzeitige Einfuhr durch die hervorragendsten Gärtnereien deutet auf eine gemeinsame Quelle hin, und so darf man annehmen, dass die jetzt in den europäischen Gärten verbreiteten Oenotheren von Lamarck wohl alle von jenen aus Texas eingeführten Samen abstammen. Ueber die Herkunft und das fernere Loos der Pflanzen, welche Lamarck das Material zu seiner Beschreibung lieferten, scheint dagegen nichts bekannt zu sein[2]).

Verbindet man nun die oben mitgetheilten Ergebnisse meiner Cultur mit diesen historischen Angaben, so gelangt man zu der Schlussfolgerung, dass die jetzige Mutationsperiode der *Oenothera Lamarckiana* wenigstens ungefähr ebenso alt ist, wie ihre Einfuhr aus Texas in Europa.

Zwei Punkte bleiben dabei vorläufig noch unentschieden. Sie betreffen die Frage, ob die Fähigkeit, neue Formen hervorzubringen, mit einem Male oder für jede Form getrennt bezw. gruppenweise entstanden ist. Die *Oenothera laevifolia* und *O. brevistylis* wurden bis jetzt nur auf dem Felde zu Hilversum gefunden, und die sehr seltene *Oenothera gigas* ist nur in meinen Culturen entstanden. Vielleicht ist die Fähigkeit, sie hervorzubringen, nicht nur eine beschränkte, sondern auch eine jüngere.

Der andere Punkt betrifft die Frage, ob die Mutationsperiode nach der Einfuhr und vielleicht als Folge von dieser eingetreten ist, oder ob den aus Texas eingeführten Samen bereits die betreffenden Fähigkeiten innewohnten. Um diese Frage zu entscheiden, müsste man Samen von den wilden Standorten der *Oenothera Lamarckiana* prüfen können, diese aber hat man in neuerer Zeit noch nicht wieder gefunden.

Um die Heimat unserer Pflanze zu ermitteln, habe ich im vorigen

---

1) Floral Magazine 1862 und namentlich L'Illustration Horticole 1862, Tafel 318 und Beischrift. Vergl. auch MacDougal, Hybrids and Mutants, S. 5.

2) In seinen berühmten Katalogen des Jardin des Plantes zu Paris führt Desfontaines die *Oenothera Lamarckiana* bzw. die *Oenothera grandiflora Lam.* nicht auf in den Ausgaben von 1804 und 1815, wohl aber in derjenigen von 1829. (Tableau de l'école de botanique 1804 und 1815 und Illustration Horticole 1862, IX, Mars 1862, 4.)

Jahre an verschiedenen Universitäten und botanischen Gärten in Amerika das Herbarmaterial der Untergattung *Onagra*, zu der unsere Art gehört, verglichen. Ich untersuchte zehn verschiedene Herbare und fand sie nur in drei vertreten und folgere daraus, dass die Pflanze wenigstens nicht stark verbreitet ist. Die betreffenden Exemplare wurden unter dem Sammelnamen *Oenothera biennis*, ohne nähere Bezeichnung, aufbewahrt. In Verbindung mit Dr. N. L. Britton, Director und Dr. D. T. MacDougal, Unter-Director des botanischen Gartens zu New York, fand ich in dem dortigen Herbar ein Exemplar, welches von A. W. Chapman in Florida gesammelt war (vor 1860)[1]. Von demselben Sammler wird ein zweites, gleichfalls aus Florida stammendes Exemplar im Herbar der Missouri Botanical Gardens in St. Louis aufbewahrt, wo ich es durch die Gefälligkeit des Herrn Directors Dr. W. Trelease auffinden konnte. Ferner fand ich unter der freundlichen Leitung von Dr. John W. Harshberger im Herbar der Academie der Wissenschaften in Philadelphia ein Exemplar, welches von C. W. Short unweit Lexington in Kentucky gesammelt war.[2] An den betreffenden Stellen hat man aber seitdem die *Oenothera Lamarckiana* nicht mehr beobachtet, was wohl zum Teil dem Mangel an genauen Angaben über die betreffenden Standorte zugeschrieben werden muss. Die wahrscheinliche Heimat unserer Pflanze ist also im südlichen Theile der Vereinigten Staaten zu suchen, aber bis es gelingt, sie dort wieder zu sammeln, muss die Frage, ob sie bereits im wilden Zustande mutirt, unentschieden bleiben.

In meiner Mutationstheorie habe ich die Vermutung ausgesprochen, dass die *Oenothera Lamarckiana* die Fähigkeit, Zwerge hervorzubringen, vielleicht von ihren Vorfahren geerbt hat[3]. Ich gründete diese Ansicht damals auf das Verhalten der *Oenothera nanella* bei Kreuzungen mit *Oenothera biennis*. Seitdem habe ich aber eine Beobachtung gemacht, welche ein mehr direktes Argument für diese Meinung bietet. Eine Unterart der *Oenothera biennis* hat in meinem Garten durch Mutation eine *Nanella*-Pflanze hervorgebracht.

In meinem Buche habe ich (Bd. II, S. 599) eine von meinem Sohne Ernst im Jahre 1900 unweit Santpoort in Holland im Freien aufgefundene Mutation von *Oenothera biennis* als *Oenothera biennis cruciata* beschrieben. Sie unterscheidet sich von der gewöhnlichen Form durch kleine linealische Blumenblätter, ein Merkmal, welches

1) Vergl. MacDougal, Hybrids and Mutants, S. 6.
2) Vergl. Harshberger, Torreya, Vol. 5, Aug. 1905, S. 147.
3) Mutationstheorie II, S. 459.

bei *Oenothera cruciata* Nutt. (aus den Staaten Vermont und New York) spezifischen Werth hat. Diese neue Form habe ich im Jahre 1901 zuerst und seitdem alljährlich in vielen Hunderten von Exemplaren kultivirt. Die einzige Abweichung, welche sich dabei zeigte, war eine Zwergpflanze, welche im Jahre 1903 plötzlich und unvermittelt auftrat. Sie hatte die Blätter der *Oenothera biennis*, aber eine dicht gedrungene Rosette, ähnlich wie die *Oenothera nanella*, und kleine linealische Blumenblätter, wie ihre Mutter. Sie erreichte nur eine Höhe von etwa 30 cm, fing erst Mitte September zu blühen an und brachte demzufolge nur zwei keimfähige Samen. Aus diesen erzog ich im Sommer 1905 zwei kräftige Pflanzen, von denen die eine mit cruciaten Blüthen blühte, die andere aber eine grosse Rosette von Wurzelblättern hervorbrachte. Beide wiederholten genau die Merkmale ihrer Mutter. Die neue Form scheint somit constant zu sein, was aber erst durch fortgesetzte Cultur endgültig festgestellt werden kann.

Die Fähigkeit der *Oenothera biennis cruciata*, Zwerge hervorzubringen, mag vielleicht unabhängig von der entsprechenden Fähigkeit der *Oenothera Lamarckiana* entstanden sein. Wahrscheinlicher erscheint es mir aber, dass beide auf einen gemeinschaftlichen Ursprung zurückzuführen sind und dass diese übrigens im Pflanzenreich sehr verbreitete Mutabilität von den gemeinschaftlichen Vorfahren herrührt.

Nach dem Mitgetheilten darf es als feststehend betrachtet werden, dass die jetzige Mutationsperiode der *Oenothera Lamarckiana* in ihren Hauptzügen vor oder sofort nach ihrer Einfuhr aus Texas in Europa (etwa 1860) angefangen und seitdem sich im Wesentlichen erhalten hat.

(Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Jahrgang 1905, Band XXIII, S. 382.)

DIE SVALÖFER METHODE ZUR VEREDELUNG LANDWIRTHSCHAFTLICHER CULTURGEWÄCHSE UND IHRE BEDEUTUNG FÜR DIE SELECTIONS-THEORIE.

In landwirthschaftlichen Kreisen erweckt die neue, in Svalöf begründete Methode ein rasch zunehmendes Interesse. Zahlreiche neue Getreidearten hat sie in kurzer Zeit dem Grossbetrieb übergeben, und fast überall in Schweden verdrängen diese die älteren Arten, indem sie dem Klima und Boden, sowie den speziellen Culturerfordernissen weit besser angepasst sind, und bedeutend grössere und werthvollere Erträge geben.

Diese Methode beruht auf einem Selectionsverfahren wesentlich anderer Art als das jetzt herrschende. Sie geht von neuen Erfahrungen über das Wesen der Variabilität aus und hat daraus ebenso einfache als klare Prinzipien für die praktische Züchtung abgeleitet. Sie ist im Stande, jährlich Hunderte von guten neuen Sorten den vorhandenen zuzufügen, und kann, da eine solche Vermehrung der Typen die Bedürfnisse offenbar weit übersteigt, aus den besten die allerbesten auswählen, und nur diese thatsächlich in den Handel bringen.

Das Prinzip der Methode wurde vor etwa fünfzehn Jahren von dem Director der Versuchsanstalt, Herrn Dr. Hjalmar Nilsson, entdeckt. Er beobachtete, dass die Arten der landwirthschaftlichen Pflanzen, welche anerkannterweise Collectivarten sind, aus einer sehr viel grösseren Schar von Unterarten bestehen als man bis dahin vermuthete. Diese Unterarten sind von einander sowohl in botanischen als in praktisch werthvollen Eigenschaften verschieden, und bieten in letzterer Hinsicht nahezu alles, was erforderlich ist, um den gerade herrschenden Bedürfnissen zu entsprechen. Man hat, mit anderen Worten, nur aus dem Vorhandenen auszuwählen, um zu finden, was man wünscht. Andererseits sind diese neuen Sorten durchaus constant und einförmig, und es kommt nur darauf an, sie von ihren Verwandten zu isoliren. Dieses geschieht durch einmalige Auswahl einer einzigen Pflanze, und jede Svalöfer Sorte bildet somit die Nachkommenschaft einer einzigen, mit grosser Sorgfalt ausgewählten Stammpflanze.

Diese Nachkommenschaft braucht nur vermehrt zu werden, und es sind in der Regel etwa 5—6 Jahre erforderlich, um aus der anfänglichen Mutterpflanze die ausreichenden Saatmengen für den Anfang der Grosscultur zu erlangen. Während dieser Zeit findet weder eine weitere Selection, noch auch eine Reinigung der Rasse statt. Zwar kommt es von Zeit zu Zeit vor, dass eine ausgewählte Stammpflanze nicht reiner, sondern hybrider Natur ist, und somit eine gemischte Nachkommenschaft giebt, und in solchen Fällen müssen aus dieser neue Anfangspflanzen gewählt werden. Doch bildet dieser Fall eine verhältnissmässig seltene Ausnahme. Die herrschende Ansicht über das Wesen der Selection fordert die alljährliche Wiederholung dieses Prozesses und geht davon aus, dass nur durch eine solche die neue Rasse gebildet wird. Sie glaubt die Culturpflanze in bestimmten, voraus festgesetzten Wegen leiten und verbessern zu können. Demgegenüber geht die Svalöfer Methode von den in der Natur bereits vorhandenen Anlagen aus, lässt sich vollständig von diesen leiten, und benutzt nur sie für ihre Veredelungen.

Obgleich die Anstalt zu Svalöf nur für praktische Zwecke errichtet worden ist und nur im Dienste der Praxis arbeitet, so haben doch ihre Entdeckungen und Ergebnisse eine sehr wesentliche wissenschaftliche Bedeutung erlangt. Das Thatsachenmaterial, welches der herrschenden Selectionslehre zu Grunde liegt, ist durch die Svalöfer Arbeiten einer so gründlichen experimentellen Kritik unterworfen worden, dass die bis jetzt mehr vermutheten als nachgewiesenen Lücken in ein klares Licht getreten sind. Die von Darwin bei der Ausarbeitung seiner Theorie verwandten Thatsachen erscheinen uns jetzt unter einer ganz anderen Beleuchtung. Die Getreidezüchtungen von Le Couteur und Shirreff, die Verbesserung der Zuckerrüben durch Vilmorin und so viele andere wesentliche Fortschritte auf diesem Gebiete aus der Mitte des vorigen Jahrhunderts waren eben nur Anfänge. Trotz ihrer hervorragenden praktischen Resultate, trotz der weiten Verbreitung und des grossen Rufes ihrer vorzüglichen Rassen, hatten die genannten Männer aber nur eine Ahnung von dem wirklichen Sachverhalt. Der Svalöfer Anstalt blieb es vorbehalten, auf denselben Prinzipien weiterbauend, den fast unerschöpflichen Reichthum zu entdecken, welchen die Culturpflanzen dem wissenschaftlich gebildeten Landwirth darbieten.

Damit aber werden die Fälle, welche Darwin als Ausnahmen betrachtete, mit einem Schlage zur Regel, oder vielmehr zu einem klar erkannten, experimentell vielseitig nachgewiesenen Gesetze. Die allmähliche, durch jährliche Auswahl hervorgerufene Verbesserung

der Culturpflanzen andererseits ergab sich als in ihrer wissenschaftlichen Erklärung durchaus unsicher. Denn die übliche Selectionsmethode geht nicht von je einer einzigen Stammpflanze aus, sondern von Gemischen, welche man zwar für einfach und gleichförmig hielt, welche aber nach den Svalöfer Erfahrungen nicht länger als solche betrachtet werden dürfen. Die Vermuthung liegt fast in jedem einzelnen Falle auf der Hand, dass die jährliche Selection eigentlich nur eine allmähliche Reinigung war, bei der, unter wesentlicher Mithilfe des Zufalls, die beste Rasse aus der Mischung schliesslich völlig isolirt wurde. Die Svalöfer Methode aber gestattet es, die betreffenden Rassen durch eine einmalige Auswahl zu isoliren und macht dadurch die jährliche Wiederholung einfach überflüssig.

Es leuchtet nun ein, dass die von Darwin versuchte Anwendung der Ergebnisse der künstlichen Zuchtwahl auf dieVorgänge in der freien Natur hierdurch eine wesentliche Aenderung erleiden muss. Ohne Zweifel wählt die Natur, aber wie der Landwirth wählt sie aus Gemischen, indem sie unter den Componenten die eine Form bevorzugt und die andere zurückdrängt. Durch eine solche mehr oder weniger vollständige Reinigung schafft sie die lokalen, bestimmten Lebensbedingungen angepassten Rassen, sie braucht dazu aber die einzelnen vorhandenen Typen nicht umzugestalten. Die in Svalöf erreichten Veredelungen reichen vollständig aus für den verschiedenartigsten Bedarf, und so dürfte auch in der Natur die Isolirung der geeigneten Typen aus den collectiven Arten für die jedesmaligen Bedürfnisse ausreichen.

In der Theorie über die Entstehung der Arten tritt daher dieselbe Spaltung ein, wie in den praktischen Arbeiten zu Svalöf. Die Entstehung neuer Formen ist Eine Frage, ihre Reinzüchtung eine andere. Beide Vorgänge können vielleicht gelegentlich zusammenfallen; sie sind aber im Prinzip verschieden und sollen daher einem prinzipiell getrennten Studium unterworfen werden.

Aus diesem Grunde, den ich hier nur kurz andeuten kann, scheint es mir, dass eine nähere Bekanntschaft mit den praktischen Methoden und Erfahrungen Nilssons auch für die Wissenschaft im allgemeinen, und speziell für die Biologie der Rassen von höchster Bedeutung ist. Es handelt sich um ein neues Prinzip, das tief in die jetzt herrschende Anschauungsweise einzugreifen verspricht.

Die Veröffentlichungen aber finden sich in einer den meisten Lesern dieses Artikels wohl kaum zugänglichen Zeitschrift, „Sveriges Utsädesförenings Tidskrift“, welche seit etwa fünfzehn Jahren regelmässig in vier jährlichen Heften in schwedischer Sprache ver-

öffentlicht wird. Ausserhalb dieser Zeitschrift sind von den leitenden Forschern von Zeit zu Zeit kurze Uebersichten über ihre speziellen Abtheilungen zusammengestellt worden, welche aber gleichfalls in schwedischer Sprache gehalten sind. Dazu kommt, dass, den Vorschriften der Anstalt gemäss, stets die praktische Seite in den Vordergrund tritt, und dass wissenschaftliche Fragen nur nebenbei berührt werden dürfen. Daher sind auch nur vereinzelte Male in deutschen wissenschaftlichen Zeitschriften Veröffentlichungen über spezielle Fragen gemacht worden.

Die hohe praktische Bedeutung der erreichten Resultate geht einfach und klar aus dem Titel eines Buches hervor, in welchem neuerlich zwei hervorragenden Autoritäten auf landwirthschaftlichem Gebiet ihre Beobachtungen während eines Besuches an Svalöf dem deutschen Publikum vorgelegt haben. Ich meine die Reise-Erinnerungen von Stützer und Gisevius, welche 1904 in Stuttgart erschienen sind unter dem Titel: „Der Wettbewerb der dänischen und der schwedischen Landwirthe mit Deutschland“. Diese und viele andere Anerkennungen sollten uns zu einer genaueren Kenntnissnahme auffordern.

Svalöf (spr. Swalöw) ist ein kleines Dorf der schwedischen Provinz Schonen, in der Nähe von Helsingborg, Lund und Malmö und von letzterem Orte mit der Eisenbahn zu erreichen. Es liegt somit in der Nähe der südwestlichen Küste, gegenüber Kopenhagen. Hier wurde im Jahre 1886 der „Südschwedische Verein zur Züchtung und Veredlung von Saatgut“ gestiftet, und zwar mit dem Zwecke, die landwirthschaftliche Pflanzencultur Schwedens zu heben durch Herbeischaffung besserer Sorten von Getreidearten und Futterpflanzen. Stifter waren namentlich die Herren Director B. Welinder und Freiherr F. G. Gyllenkrook, welche im Mai des genannten Jahres zu diesem Zwecke zusammentraten. Früher hatte man in Süd-Schweden zahlreiche ausländische Varietäten eingeführt, aber ohne nähere Untersuchung ihres Culturwerthes und namentlich ohne Rücksicht auf etwaige Beimischungen. Demzufolge hatten in diesen gemischten Saaten gewisse Bestandtheile sich allmählich vermehrt, während andere zurückgetreten waren, und zwar im Grossen und Ganzen zum wesentlichen Nachtheil der Sorten. Das Saatgut wurde ungleichmässig und unsicher, es bot dem Käufer nicht mehr die erforderliche Garantie. Gegen dieses Uebel sollte der junge Verein in erster Linie Abhilfe finden.

Als Director der Versuchsanstalt wurde der landwirthschaftliche

Ingenieur Th. Bruun von Neergaard angestellt, und der Reinigungsprozess der schwedischen Saatsorten gründete sich anfangs selbstverständlich auf die damals und auch noch jetzt allgemein anerkannten Prinzipien der Selection. Diese anfängliche Methode kann jetzt, im Gegensatz zu dem späteren Prinzip der Einzel-Auswahl, als Selection im grossen oder Mengen-Auswahl bezeichnet werden. Dieses Prinzip blieb bis zum Zurücktreten von Neergaards (1890) das herrschende, und seinem Nachfolger, dem jetzigen Director Nilsson blieb es vorbehalten, durch eine kritische Zusammenstellung und Sichtung der von ihm erhaltenen Ergebnisse zu der Entdeckung zu gelangen, dass auf diesem Wege doch eigentlich nur vereinzelte und zufällige, aber keine systematischen Fortschritte zu erreichen sind.

Inzwischen hatte von Neergaard die herrschende Methode gründlich ausgearbeitet und in manchen Punkten wesentlich verbessert. Er führte zuerst die Vorschrift ein, dass die Versuchsculturen unter genau denselben Bedingungen stattfinden sollen, welche im Grossbetrieb üblich sind. Die Vorbereitung und die Wahl des Bodens, die Düngung, namentlich auch die Pflanzweite und die ganze sonstige Behandlung sollen genau dieselben sein wie auf den gewöhnlichen Aeckern, denn nur in dieser Weise kann die Auswahl gerade dasjenige bevorzugen, was später in der Grosscultur sich als das Beste erweisen wird. Dieses Prinzip hat sich, trotz aller sonstigen Veränderungen, bis jetzt in Svalöf durchaus bewährt und erhalten. Daneben hat von Neergaard eine grosse Menge von technischen Verbesserungen eingeführt, sowohl für die Cultur selbst, als namentlich für die Vergleichung der einzelnen Aecker und Pflanzen behufs der Auswahl. Die jetzige verfeinerte, mit Scalen und Maschinen arbeitende Selection verdankt ihm zu einem wesentlichen Theile ihre erste Ausbildung und Begründung.

Die Versuchsanstalt wurde mit privaten Mitteln gegründet und sollte dementsprechend nur praktischen Zwecken dienen. Rein wissenschaftliche Untersuchungen und Unterricht sind von ihrem Programm ausgeschlossen, und in dieser Hinsicht dürfte sie in Europa einzig dastehen. Diese Vorschrift hat man bis jetzt genau beachtet, und es scheint mir kaum gewagt zu behaupten, dass die Bedeutung der gesammelten Erfahrungen auch für die reine Wissenschaft dadurch wesentlich gesteigert worden ist. Denn diese Erfahrungen stehen jetzt klar und ungetrübt von theoretischen Voraussetzungen vor uns, und bilden ein Ganzes, mit welchem jede Theorie von der Entstehung der Arten in der Zukunft in erster Linie zu rechnen

haben wird. Sie ersetzen, um einen kurzen Ausdruck zu wählen, die früheren unbestimmten und unsicheren Angaben, mit denen Darwin zu arbeiten hatte, und welche noch bis in die neueste Zeit die Grundlage für die mehr reellen kritischen Betrachtungen über den Ursprung der Arten bildeten.

Die rein praktische Thätigkeit der Anstalt äusserte sich auch in ihrem Bestreben, unter den Landwirthen ein erhöhtes Interesse für die Beurtheilung ihrer eigenen Saaten zu erwecken und ihnen die Mittel in die Hände zu geben, gekauftes Saatgut gründlicher auf seinen wirklichen Werth zu schätzen. Zu diesem Zwecke übernahm der Verein namentlich die Einfuhr ausländischer Saaten. Allmählich waren die Verunreinigungen der Landessorten so gross geworden, dass häufig nur ein kleiner Theil der Saat dem Namen entsprach, unter dem sie gekauft wurde. Vom Verein wurde Saatgut im grossen eingekauft und unter scharfer Controlle und nach der erforderlichen Reinigung seinen Mitgliedern zum Kauf angeboten. Diese rein praktische Thätigkeit führte bald zu einer wesentlichen Hebung der Erträge der Aecker, und sicherte der Anstalt das zu ihrer weiteren Wirksamkeit erforderliche Zutrauen. In dieser Weise wurden z. B. Probsteier Hafer, Ligowo-Hafer, Squarehead-Weizen, Victoria-Erbsen und verschiedene Sorten von Gerste eingeführt und mit grossem Erfolg verbreitet. Das Interesse der Landwirthe für reines Saatgut nahm rasch zu und der Export nach Belgien und anderen Ländern Mittel-Europas empfand davon bald die Vortheile. Andererseits wuchs das Interesse auch in den übrigen Provinzen Schwedens. Bald schlossen sich andere Vereine an, und nach kurzer Frist konnte der locale Verein sich zu einem Allgemein-Schwedischen emporheben.

Die Geschichte der Svalöfer Anstalt lässt sich in bequemer Weise in vier Perioden von je fünf Jahren einteilen. Die Grenzen dieser Perioden fallen mit den fünfjährigen Versammlungen und Ausstellungen der Allgemeinen schwedischen landwirthschaftlichen Gesellschaft zusammen, und die dort gehaltenen Vorträge sowie die Ausstellungscataloge geben ein gutes und ziemlich vollständiges Material zur Beurtheilung der Thätigkeit und des Fortschrittes in den einzelnen Perioden. Mehr oder weniger können diese als Vertreter einzelner Principien und Richtungen betrachtet werden. Selbstverständlich fällt der Wechsel der leitenden Gedanken oder der vorherrschenden Bestrebungen nicht genau mit fünfjährigen Zeitabschnitten zusammen; dennoch können sie zweckmässig an diese geknüpft werden. Wenn ich also im folgenden von Perioden rede,

so sind es weniger genau aufeinanderfolgende Zeitabschnitte als Perioden der Ausarbeitung gewisser Hauptgedanken, welche nacheinander, aber zum Theil auch nebeneinander die Richtung der Thätigkeit bestimmt haben.

Nach scharfen Grenzen zusammengestellt dauert die erste Periode von der Stiftung (1886) bis zu der Ausstellung in Göteborg 1891. Die zweite von diesem Jahre bis zu der Versammlung in Malmö 1896, die dritte bis Gefle in 1901. Nach den Principien umfasst die erste Periode die Arbeiten nach der herrschenden Selectionsmethode, die zweite und dritte die Erkennung und Isolirung der zahllosen elementaren Arten in jeder einzelnen botanischen Spezies, während für die jetzt fortlaufende Periode das Studium des Auftretens neuer Typen innerhalb der reinen und constanten Rassen characteristisch ist.

Ehe ich zur gesonderten Behandlung dieser Perioden schreite, möchte ich deren Bedeutung in kurzen Zügen übersichtlich vorführen. In dem ersten Zeitabschnitte arbeitete man mit den Sorten, so wie sie in der Praxis vorgefunden wurden, und betrachtete diese als Einheiten, welche man in neue Entwicklungsbahnen leiten zu können hoffte. Auf diesem Wege versuchte man ein für die Landwirthe werthvolleres Material zu erreichen. Die bei diesen Versuchen gemachten Erfahrungen lehrten aber, dass diese Sorten gar keine reine Einheiten waren, dass ihre Veredelung in bestimmter Richtung in der Regel gar nicht gelang und dass die Arbeit, abgesehen von zufälligen günstigen Ausnahmen, zu keinem wesentlichen Erfolg führte.

Die zweite Periode brachte zunächst die Entdeckung der wirklichen Einheiten, welche innerhalb der üblichen Sorten sich vorfinden. Ungeahnte Zahlen von gut unterschiedenen, selbständigen und im Laufe der Generationen constanten Formen sind in fast jeder botanischen Art vorhanden. Sie sind voneinander nicht nur in botanischen Merkmalen verschieden, sondern entsprechen auch den verschiedensten Anforderungen der landwirthschaftlichen Praxis. Nahezu allen Bedürfnissen kann man genügen, indem man nur die richtige Einheit auswählt.

Die dritte Periode umfasst die Riesenarbeit, welche zur Ausbeutung dieses neuen Principes erforderlich war. Sie umfasst zwei nebeneinander laufende Abtheilungen. Die eine ist die Ausbildung einer Methode der Auswahl. Die Pflanzen werden einem überaus eingehenden Studium unterworfen und zeigen dabei Merkmale, von deren Wesen und deren Bedeutung man früher meist keine Ahnung hatte. Die Merkmale sind morphologische, oder wie sie in Svalöf

gewöhnlich gennant werden, botanische. Sie beziehen sich auf die Verästelung der Aehren und Rispen, auf die relative Stellung und Blüthezeit der einzelnen Blüthen usw. Ihre Bedeutung liegt in gesetzmässigen Correlationen mit praktisch wichtigen Eigenschaften, wie Korngrösse, Frühreife, Winterhärte, Qualität und Quantität der Ernte usw. Ein gründlich durchgearbeitetes System dieser Merkmale stellt den Forscher in den Stand, auf den Aeckern in den üblichen Sorten die wirklichen Einheiten zu erkennen. Doch sind die Anforderungen dabei solche, dass jeder einzelne Forscher sich auf eine geringe Anzahl von Hauptsorten zu beschränken hat. Der eine studirt die Getreidearten, der andere Erbsen und Wicken usw. Ohne eine solche Spezialisirung wäre es unmöglich, sich in alle erforderlichen Details hineinzuarbeiten.

Die zweite Arbeitsrichtung in der dritten Periode bezieht sich auf die Vermehrung und vergleichende Prüfung der ausgewählten Typen. Zwei Punkte unterscheiden diese Arbeit von allem, was bis dahin auf diesem Gebiete geleistet wurde. Erstens geht jede Rasse stets nur von einer einzigen Stammespflanze aus; niemals werden die Samen von zweien oder gar mehreren miteinander vermischt zur Aussaat gebracht. Denn, wenn auch zwei Individuen einander oft so gleich sind, dass man annehmen möchte, sie seien die Töchter derselben Mutterpflanze und gehören also derselben reellen Einheit an, so ist darüber aus ihren individuellen Merkmalen nie völlige Sicherheit zu erlangen. Zwei solche Pflanzen können immerhin verschieden sein und somit verschiedene Nachkommenschaften erzeugen. Diese Erfahrung leitet sofort zu dem zweiten Punkte über, welcher aussagt, dass eine endgültige Entscheidung über den Werth einer gewählten Einheit nur in der entsprechend vermehrten Nachkommenschaft der Stammpflanze gefällt werden kann. Hunderte von Stämmen müssen in der Cultur verglichen werden. Sie treten miteinander und mit den älteren Sorten in einen Wettbewerb. Im Laufe einiger Generationen werden einige als die besseren, andere als minderwerthig erkannt. Die vergleichende Prüfung wird immer schärfer, bis nach etwa 5—6 Jahren eine oder einige wenige als durchaus vorzüglich erkannt und in den Handel gebracht werden. Sehr characteristisch für die ganze neue Methode ist der Ausspruch, den man vielfach in der „Utsädesförenings Tidskrift“ wiederholt findet, dass die erste Erkennung und Auswahl der Stammpflanzen eine überaus schwierige und anstrengende Arbeit ist, im Vergleiche mit der die spätere Vermehrung und Prüfung fast gänzlich in den Hintergrund treten.

Die vierte Periode bezieht sich auf den ferneren Lebenslauf der ausgewählten, isolirten und rein vermehrten Rassen. Sie sind, soweit man nicht zufällig Bastarde auswählte, in der Regel constant und bleiben, auch wenn sie später Hunderte von Hektaren bedecken, durchaus einförmig. Das bedeutet aber keineswegs, dass eine weitere Entwicklung ausgeschlossen wäre. Genau im Gegentheil treten innerhalb der constanten Rassen von Zeit zu Zeit einzelne abweichende Individuen auf. Wählt man nun diese als neue Stammpflanzen und behandelt man ihre Nachkommenschaft nach denselben Vorschriften, so pflegt diese sich wiederum als einförmig und constant zu ergeben. Offenbar sind solche Neuheiten gar häufig von geringerem practischen Werth als die Rasse, in der sie entstanden, aber auch unleugbare Fortschritte sind in dieser Weise von Zeit zu Zeit vorgekommen. Sie treten plötzlich und unerwartet und zumeist in einem einzigen oder einigen wenigen Individuen auf und diese geben, nach Isolirung, sofort eine neue constante Sorte. Die Veränderungen finden nicht allmählich, sondern plötzlich, nach der Art der Mutationen statt. Diese Mutabilität verhält sich in den wirklich reinen Svalöfer Rassen genau so, wie im Gartenbau und unterliegt denselben möglichen Verwechslungen mit zufällig entstandenen Bastarden. Diese Untersuchungen sind noch erst in ihrem Anfang, doch steht bereits soviel fest, dass neben zufälligen nützlichen Kreuzungsproducten von Zeit zu Zeit auch wirkliche Mutationen beobachtet worden sind.

Nach dieser Uebersicht gelange ich zur Behandlung der eigentlichen Geschichte der Anstalt. Soweit die äusseren Umgestaltungen uns hier interessiren, fallen sie nahezu alle in die erste Periode, da die anfängliche Entwicklung eine sehr rasche war. Wie wir bereits gesehen haben, wurde der Südschwedische Verein zur Vermehrung und Veredelung landwirthschaftlicher Samen im Mai 1886 gestiftet. Bereits im folgenden Jahre war die Theilnahme eine so grosse, dass der junge Verein sich zu einem allgemein-schwedischen Vereine umbilden konnte. Im Jahre 1889 wurde in Orebrö ein ähnlicher Verein für Mittel-Schweden gestiftet, der aber nach etwa vierjähriger Existenz, mit Anfang des Jahres 1894, in den Svalöfer Verein aufging. Nach dieser Verschmelzung nahm letzterer seinen jetzigen Namen „Sveriges Utsädesförening“ oder „Aussaat-Verein für Schweden“ an.

Seiner Anlage nach ist dieser Verein auch jetzt noch ein rein privater, von den Landwirthen selbst für ihre eigenen praktischen Bedürfnisse errichteter. Doch hat der Staat eine jährliche Unter-

stützung zugesagt, welche im Jahre 1891 bereits 15 000 Kronen (etwa 17 000 Mark) betrug und seitdem nicht unwesentlich erhöht worden ist. Einen gleichhohen jährlichen Beitrag haben auch die Schwedischen landwirthschaftlichen Gesellschaften (26) dem Verein verliehen.

Sehr wichtig für die äussere Geschichte des Vereins ist die im Jahre 1891 erfolgte Abspaltung der allgemeinen Schwedischen Saat-Actiengesellschaft oder „Allmänna Svenska Utsädesaktiebolaget“. Bis dahin war nämlich die experimentelle Thätigkeit der Anstalt verbunden mit der züchterischen Vermehrung und dem Verkauf des Saatgutes. Anfangs war diese praktische Seite selbstverständlich die Hauptaufgabe, aber je mehr sich das Versuchswesen zu einem selbständigen Zweige entwickelte, um so deutlicher wurde es, dass die Veredelung und der Verkauf des Saatgutes voneinander möglichst unabhängig gemacht werden mussten. Der Verkauf umfasst den Ankauf von Saatwaren im Auslande, sowie ihre Prüfung und Reinigung, dann ihre Vermehrung auf ausgedehnten Aeckern und den Vertrieb des geernteten Saatgutes. Diese Thätigkeit wird offenbar von ganz anderen Interessen beherrscht und stellt an die Beamteten ganz andere Forderungen als die Veredelung der Rassen durch Auswahl. Die in 1891 erfolgte Trennung hat beiden Zweigen anerkanntermassen eine Hauptbedingung ihrer unbeschränkten Weiterentwicklung gesichert. Die Actiengesellschaft arbeitet unter stetiger und genauer Controlle des Aussaat-Vereins, und im Laufe der Jahre hat sie die Einfuhr ausländischer Saaten wesentlich vermindert und dafür den Vertrieb der Svalöfer Veredelungsproducte zu ihrer Hauptaufgabe gemacht.

Die Aufgabe des Saat-Vereines war anfänglich, ganz allgemein eine Hebung der landwirthschaftlichen Praxis in Schweden anzustreben. Es galt daher zunächst die besten Sorten des Auslandes und namentlich Mittel-Europas einzuführen und auf ihren Culturwerth für Schweden zu prüfen. Daneben galt es, die bereits in Schweden üblichen Rassen zu verbessern. Man ging dabei von dem damals in Deutschland herrschenden Principe der sogenannten methodischen Veredelung oder der Massen-Veredelung aus, und es gelang auf diesem Wege den damaligen, in bedenklicher Weise vermischten und verunreinigten Sorten ihre frühere Reinheit zurückzugeben. Die Methoden der Beurtheilung wurden dabei allmählich verschärft, die Festigkeit des Strohes, der Bau der Aehren, die verschiedenen Merkmale der Aehrchen und der einzelnen Blüthen, die Reifezeit, die Winterhärte und die Empfindlichkeit für Krankheiten wurden

gründlich berücksichtigt. Die den gestellten Anforderungen nicht entsprechenden Pflanzen wurden ausgemerzt, die Samen der übrigen aber durcheinander geerntet. Wesentlich war dabei, dass die Beurtheilungsmerkmale möglichst von persönlichen Schätzungen unabhängig gemacht wurden, indem nur scharf umschriebene oder genau messbare Charactere als zulässig betrachtet wurden. Neue Apparate zur Messung und Beurtheilung sowie zum Sortiren wurden erfunden und den steigenden Anforderungen gemäss allmählich verbessert.

Die wichtigsten Versuche dieser ersten Periode schlossen sich eng an die damals obwaltenden Verhältnisse und Bedürfnisse an. Von Hafersorten baute man nur die berühmten Probsteier-Rassen an, unter den Erbsen die Victoria-Erbsen, von Weizen nur die Squarehead- oder Kolben-Weizen. Der damals neue, von Vilmorin gewonnene Ligowo-Hafer wurde geprüft und für Südschweden geeignet befunden; die Einfuhr und rasche Verbreitung dieser Sorte gehört zu den bedeutendsten Leistungen des jungen Vereines. Die älteren Gerstensorten „Plumage“ und „Printice“ zeigten sich gleichfalls als empfehlenswert und fanden unter dem Einflusse des Vereins bald allgemeinere Anerkennung. Von Gerstensorten herrschten damals die Chevalier-Varietäten für Brauereizwecke vor, und fast nur diese wurden vom Vereine angebaut. Neben jeder Cultur einer neuen Sorte wurde die entsprechende landesübliche Varietät unter genau denselben Bedingungen cultivirt, um zu erfahren, ob die neue bessere oder geringere Erträge als diese geben würde. Dass dabei die Bearbeitung des Bodens und die Behandlung der Saat dieselben waren wie in der Grosscultur, habe ich bereits oben bemerkt.

Wählen wir als Beispiel die Chevalier-Gerste. Diese für die Brauerei so höchst bedeutungsvolle Sorte leidet in Schweden an dem Mangel, dass sie gar häufig dem Lagern ausgesetzt ist. Ihre Halme sind zu wenig steif, und werden zur Reifezeit oder kurz vorher vom Wind und vom Regen niedergeworfen, wodurch die Ernte bedeutend herabgesetzt wird. Grosse Verluste werden dadurch verursacht und es galt als eine Hauptaufgabe, der Gerste festere Halme beizubringen. Sollte dieses gelingen, so schien es möglich, die Cultur der Chevalier-Gerste, welche damals in ausgedehnten Gegenden Schwedens wegen des genannten Uebelstandes unmöglich war, wieder ganz bedeutend auszudehnen. Im Auslande und namentlich in Deutschland hatte die Chevalier-Gerste eben um diese Zeit den Glanzpunkt ihres Rufes erreicht. Sie war ganz unbestritten die beste Sorte für die Zwecke der Brauerei. Gerade deshalb wurde sie zu Svalöf in ausgedehntem Maasse und mit besonderen Sorgen ange-

baut, in der Hoffnung, ihr durch Beseitigen des Lagerns denselben hohen Werth für die schwedischen Culturen zu geben. Doch lehrte die Erfahrung bald, dass die Chevalier-Sorten in Svalöf nur mässige Erträge gaben und hinter anderen zweireihigen Gersten wesentlich zurückstanden. Quantität und Qualität der Ernte waren unbefriedigend, doch hoffte man, durch methodische Auswahl allen diesen Uebeln abhelfen zu können. Alle Mühe ergab sich aber schliesslich als umsonst. Es liegt hier ein so scharf und mit so grosser Ausdauer durchgeführter Selectionsversuch vor, als es wohl wenige auf diesem Gebiete gibt; dennoch war das Resultat durchaus negativ. Er war, wie es Nilsson ausdrückt, einfach trostlos. Er lehrte, dass man durch methodische Auswahl zwar gelegentlich Verbesserungen erreichen kann, dass aber in anderen Fällen das Princip im Stiche lässt. Es kann bei solcher Selection zufällig ein Erfolg eintreten, aber darauf rechnen darf man nicht. Offenbar hat der Mensch es nicht, wie man damals glaubte, in seiner Macht, die Pflanze zu zwingen, sich in einer von ihm gewählten Richtung zu entwickeln; sie entwickelt sich nach Maassgabe ihrer eigenen Anlagen, lässt sich aber ein willkürliches Gepräge nicht aufzwingen.

Das Beispiel der Chevalier-Gerste und eine ganze Reihe ähnlicher Erfahrungen mussten am Schlusse der ersten Periode als entscheidend betrachtet werden. Ueber die alte Methode der allmählichen Verbesserung durch Selection war damit das Urtheil endgültig gefällt. Dieser Schluss sollte bald darauf in glänzender Weise bestätigt werden, als eine der ersten Errungenschaften der neuen Methode gerade die Gewinnung einer halmfesten, nicht lagernden Brauerei-Gerste war. Diese wurde in der zweiten Periode erkannt und isolirt und trägt auf steiferem Halme Körner, welche nach ihren botanischen Merkmalen und praktischen Eigenschaften nahezu identisch sind mit der besten Chevalier-Gerste. Diese Sorte wurde als Primus-Gerste dem Grossbetrieb übergeben und ist eine der ältesten Errungenschaften des Saat-Vereines. Sie wird jetzt in Mittelschweden in ausgedehntem Maassstabe angebaut. In wissenschaftlicher Hinsicht ist sie ein Zeuge für das neue und gegen das alte Selectionsverfahren.

So verhielt es sich auch in anderen Fällen. Der bedeutende Fortschritt, den der junge Verein in der landwirthschaftlichen Praxis in auffälliger Weise zu Stande brachte, beruhte auf der Einfuhr neuer Saaten und dem vergleichenden Studium der einheimischen. Die methodische Selection führte zu einer Reinigung der Sorten, aber nicht zu einer Verbesserung des gereinigten Materiales. Die ausge-

dehnten Culturen des Kolben-Weizens scheiterten in derselben Weise wie diejenigen der Gerste. Auch die Hafersorten gaben kein besseres Ergebniss. Ohne Zweifel entstanden gelegentlich bessere Neuheiten. So war in den Culturen aus der älteren Printice-Gerste eine neue Sorte aufgetreten, welche seitdem als Prinzessen-Gerste grosse Anerkennung und weite Verbreitung gefunden hat. Ebenso entstanden aus der Plumage-Gerste zwei neue Sorten, von denen eine den Namen Moss-Gerste erhielt, aber nie in die Praxis eingeführt wurde.

Aber es war durchaus klar, dass diese Fälle, trotz ihrer hohen praktischen Bedeutung, nur Ausnahmen waren. Irgend welche Sicherheit, mit der alten methodischen Selection ein im voraus festgestelltes Ziel zu erreichen, gab es nicht, und jede Mühe, die Methode in dieser Richtung zu verbessern, war vergeblich. Das Princip war leistungsunfähig, und am Schlusse der ersten Periode war das Bedürfniss einer vollständigen Umwandlung der den Arbeiten zu Grunde liegenden Voraussetzungen unabweislich geworden.

Inzwischen war, im Frühjahr 1890, Dr. Hjalmar Nilsson zum Director der Versuchsstation gewählt. Er hatte über das Wesen der Selection andere Ansichten als sein Vorgänger. Für ihn beruhte das Verfahren der damaligen Züchter auf der Meinung, dass man eine Anlage dadurch würde ausmerzen können, dass man jedesmal nur die von ihr bedingten Producte entfernte! Er hielt diese Ansicht für durchaus falsch. Die Anlage selbst bleibt nach ihm von der Selection unberührt. Unter den Zuckerrüben sind, wohl seit dem Anfang der Cultur, die einjährigen von der Ernte ausgeschlossen worden, aber die Fähigkeit, solche jährlich hervorzubringen, hat dadurch nicht abgenommen. Ebenso bei gestreiften Blumen. Hier werden die einfach colorirten vor der Ernte ausgemerzt, aber die gestreifte Varietät wird dadurch nicht gereinigt, viel weniger allmählich einem höheren Grad von Constanz entgegengeführt. Sie besitzt die Anlage, einfach gefärbte Blumen hervorzubringen, auch jetzt noch in ungeschwächtem Maasse, und äussert die Anlage alljährlich in entsprechender Weise. Gerade so dachte sich Nilsson, dass die Entfernung untauglicher und mittelmässiger Individuen nicht in den übrigen die Anlage solche hervorzubringen, austilgen oder auch nur wesentlich schwächen kann.

Es galt somit die laufenden Untersuchungen abzuschliessen und neue Serien nach ganz anderen Prinzipien anzufangen. Dieser Abschluss umfasste die Jahre 1891 und 1892 und bildete somit den Uebergang zur zweiten fünfjährigen Periode. Es wurde eine genaue und ausführliche Zusammenstellung der in die Bücher eingetragenen

Stämme vorgenommen. Sechs Jahre tüchtiger Arbeit in bestimmter Richtung waren bei der Chevalier-Gerste nicht im Stande gewesen, den Gehalt an schwachhalmigen Individuen wesentlich herabzusetzen, und genau so verhielt es sich in den übrigen Versuchen. Irgend eine Aussicht auf einen, wenn auch langsamen, doch regelmässigen Fortschritt hatte sich nicht ergeben. Ohne Zweifel war die Anstalt und der ganze Verein auf der damals herrschenden Überzeugung gegründet, und man verdankte dieser somit die Stiftung und den Anfang der Arbeit. Diese aber hat nicht zu einer Bestätigung, sondern zu einer vernichtenden Kritik geführt. Die ganze Annahme, dass man den Pflanzen im voraus bestimmte Eigenschaften würde aufzwingen können, erschien als durchaus willkürlich und falsch. Der Züchter hat sich, gerade im Gegentheil, nach den jedesmal vorhandenen Anlagen zu richten, und kann diese eigentlich nur auswählen und ausbeuten. Die sogenannten methodischen Veredelungen boten allerdings den Anschein folgerichtiger Eingriffe, aber der Schein war nur ein trügerischer. Die mittelst dieser Methode thatsächlich erreichten grossen Verbesserungen der Getreidearten waren nicht Folgen der Methode selbst, sondern zufällige, bei der Arbeit aufgetretene Isolirungen bereits im ursprünglichen Gemisch vorhandener Rassen.

An dieser Stelle möchte ich die Bemerkung einschalten, dass Wilhelm Rimpau mir gegenüber mehrfach seine Ansicht in derselben Richtung ausgesprochen hat. Er behauptete, dass die methodischen Veredelungsversuche nur gelegentlich zu dem erwarteten Erfolg führen. In weitaus den meisten Fällen misslangen sie, und man hat den Versuch aufgegeben, ohne irgend welche Verbesserung erreicht zu haben. Dieses sei sowohl seine eigene Erfahrung als diejenige seiner Freunde und Bekannten.

Der theoretischen Kritik der damals befolgten Methode musste sich aber auch eine experimentelle Kritik anschliessen. Daher fing Nilsson seine Arbeiten nach denselben Principien an. Er isolirte von neuem eine grosse Anzahl (etwa tausend) von anscheinend guten Typen, säte die Samen auf isolirten Parzellen und prüfte die Nachkommenschaft auf Gleichförmigkeit und Leistungsfähigkeit. Das Ergebniss war aber dasselbe wie vorher. Ueberall zeigten die Parzellen ein buntes Gemisch an Stelle einer reinen Form. Die Auswahl gleichförmiger Aehren und gleichförmiger Individuen als Stammpflanzen führte auch jetzt nicht zu reinen Rassen.

Nun trat aber ein glücklicher Zufall ein, der von einem so gründlichen Forscher nicht übersehen werden konnte, sondern vielmehr

in seinen Händen zum Ausgangspunkt einer ganz neuen Arbeitsweise wurde. Bei der Beurtheilung der Parzellen im Laufe des Sommers 1892 zeigten sich zwei ganz vereinzelte als durchaus gleichförmig. Jede enthielt nur einen einzigen Typus; dieser war rein, während überall sonst nur Gemische gesehen wurden. Ueber den Ursprung aller Parzellen hatte Nilsson aber in gebührender Weise Buch gehalten, und beim Nachschlagen ergab sich, dass diese beiden einförmigen Parzellen von je einer einzigen Aehre abstammten. Es waren eben Fälle, in denen zufällig nur eine Aehre oder Pflanze von dem betreffenden Typus im vorigen Jahre aufgefunden worden war.

Nilsson schloss daraus, dass *die Wahl einer einzigen Mutterpflanze* Aussicht giebt auf eine reine Nachkommenschaft, während das gewöhnliche Verfahren der gemischten Saat anscheinend gleichförmiger Aehren fast immer eine unreine und ungleichförmige zweite Generation ergibt. Damit war das Princip gefunden. Es galt die Massenveredelung aufzugeben, die anscheinende Gleichförmigkeit von Aehren und Pflanzen als unzutraulich beiseite zu stellen, und sich auf die Auswahl je einer einzelnen Pflanze zu beschränken. Allerdings wurden dadurch die Anfangsmengen für neue Rassen ganz geringe, und die Cultur hätte länger zu dauern, um zu derselben erforderlichen Ertragsmenge zu gelangen. Aber diese Furcht war doch nur eine unbegründete, da die Reinheit der Rassen jeden weiteren Ausschluss durch Selection überflüssig machen sollte.

Einmal aufgefunden trat das neue Princip sofort in ein helles Licht. Es erhielt den Namen der Separat-Culturen oder Pedigree-Culturen. Man wählte per Individuum anstatt in Masse. Man hatte nur einmal zu wählen, anstatt alljährlich aus dem ungleichförmigen Bestande das Beste aussuchen zu müssen. Das erhaltene Product brauchte nur vermehrt zu werden, es war von jeder weiteren Wahl unabhängig und brauchte auch im Grossbetrieb nur vor zufälligen Verunreinigungen geschützt zu werden. Die Aussichten, welche die neue Entdeckung eröffnete, waren ganz grossartige, und vorgreiflich sei hier bemerkt, dass sie von der späteren Erfahrung durchaus bestätigt worden sind.

Im Jahre 1893 wurde das neue Princip sofort einer Prüfung in grossartigem Maasse unterworfen. Dazu wurde im Sommer 1892 auf allen Getreideäckern der Versuchsanstalt fleissig nach abweichenden oder auch nur nach typischen Exemplaren gesucht, aber stets wurden nur die Aehren bzw. Rispen eines einzelnen Individuums zusammen geerntet. Man erreichte die Zahl von etwa 2000 einzelnen

Stammpflanzen. Die Ernte des nächsten Jahres (1893) übertraf alle Erwartungen. Weitaus die meisten Nummern waren durchaus einförmig, alle Nachkommen derselben Stammpflanze waren unter sich gleich. Selbstverständlich muss man, bei der Wahl einer so grossen Anzahl von Einzelpflanzen, darauf rechnen, dass man auch Bastarde finden wird, und dass diese sich in ihrer Nachkommenschaft spalten können. Es werden somit nicht alle Parzellen einförmig sein. Aber weitaus die Mehrzahl ergab sich als solche, so z. B. waren unter den 422 Haferstämmen 397 einförmig und nur 25 variabel. Die letzteren kann man einfach von der weiteren Cultur ausschliessen, oder man kann in ihnen von neuem vereinzelte Stammpflanzen wählen und diese auf die Constanz ihrer Nachkommenschaft prüfen. Der fortgesetzten Cultur werden aber nur reine Rassen als würdig betrachtet.

Mit Abschluss des Jahres 1893 konnte das neue Princip als feststehend betrachtet werden, und von da an wurde es zur Grundlage für alle weiteren Veredlungsarbeiten erhoben. Mit dem Schluss der zweiten Periode, im Jahre 1896, war die Methode überall eingeführt worden, und man hatte von den älteren Culturen nur diejenigen beibehalten, welche man als Vergleichsmaterial für die Beurtheilung des Werthes der neuen Errungenschaften brauchte. Massenveredelung oder auch nur Auswahl kleinerer Gruppen von anscheinend gleichförmigen Individuen sind seitdem in Svalöf nicht mehr betrieben. Alle Svalöfer Neuheiten stammen somit von je einer einzelnen Anfangspflanze ab. Dementsprechend sind sie vollkommen rein, und Reinheit ist für sie eine so selbstverständliche Sache geworden, dass sie gar häufig, bei der Beurtheilung der Arbeit, nur nebenbei erwähnt wird.

Reine Rassen sind aber nicht das Haupterforderniss des Landwirthes. Vor allem sollen sie bessere Eigenschaften haben als die landesüblichen Sorten. Die Erfahrung sollte lehren, was das neue Princip in dieser Richtung versprach. Auch hier wurden die Erwartungen übertroffen. Unter den Hunderten von Pedigree-Culturen des genannten Jahres (1893) waren selbstverständlich viele von geringem Werth. Daneben gab es aber werthvollere und auch einige wenige ganz vorzügliche. Aber was das Wichtigste war, die vorhandene Variabilität ergab sich als eine unerwartet grosse und vielseitige. Die isolirten Rassen entsprachen den verschiedensten Bedingungen, einige waren winterhart, andere zeichneten sich durch festere Halme, längere Aehren, grössere Körner usw. aus, während wieder andere eine auffallende Unempfindlichkeit gegenüber Rost

und anderen Krankheiten aufwiesen. Fast für jedes Bedürfniss konnte man die entsprechende Sorte auswählen.

Jede landesübliche Cultursorte enthält nun Hunderte von solchen isolirbaren Typen, und die Constanz der Pedigree-Culturen übertrifft alles, was man bis dahin gewohnt war, für constant und einförmig zu halten. Dazu sind die Unterschiede der neuen Untersorten innerhalb derselben alten Form überraschend grosse. Die kleinsten, anscheinend geringfügigen Merkmale ergeben sich als durchaus constant, und viele von ihnen sind mit praktisch werthvollen Eigenschaften in durchaus gesetzmässiger Weise verbunden. Die Versuchsfelder bilden jährlich eine Art Ausstellung, auf der der Landwirth nur auszusuchen hat, wessen er bedarf.

Als Beispiel wollen wir die Entstehung der bereits erwähnten Primus-Gerste etwas ausführlicher betrachten. Es war von Anfang an eine der Hauptaufgaben der Versuchsanstalt gewesen, eine veredelte, zweireihige Gerste herzustellen, welche, durch steifere Halme als die üblichen Chevalier-Gersten, dem Lagern nicht mehr ausgesetzt sein sollte. Alle Versuche, die Chevalier-Gerste nach dem gewöhnlichen Selectionsverfahren in dieser Richtung zu verbessern, hatten fehlgeschlagen. Für den kräftigeren und härteren Boden, wie er z. B. in Oestergötland und Mälardalen gefunden wird, gab es keine für die Brauerei geeignete Gerste. Die Imperialsorten hatten zwar steife Halme und lagerten nicht, aber ihre Körner sind zu grob und deshalb nicht mit Vortheil anzuwenden.

Im Jahre 1889 beobachtete man nun in Svalöf, dass zwischen der Behaarung der Basalborsten und der Qualität des Kornes bei der Gerste bestimmte Correlationen obwalten. Lange und gerade Haare deuten auf grobe Körner, während kurze und krause Haare mit dem feineren von der Brauerei geforderten Baue parallel gehen. Die steifhalmigen Sorten gehören zum ersteren Typus, die schwachhalmigen, dem Lagern ausgesetzten zum letzteren. Namentlich hat die Gruppe des *Hordeum erectum* steife Halme, langhaarige Borsten und grobe Körner. Zu dieser Gruppe gehört die in Schweden vielfach angebaute Imperial-Gerste.

Sobald nun das neue Prinzip der Separat-Culturen entdeckt worden war, bot sich hier ein Weg, die anfangs gestellte Aufgabe zu erfüllen. Im Jahre 1892 fand deshalb eine förmliche Jagd auf den ausgedehnten Feldern der Imperial-Gerste auf der Svalöfer Versuchsanstalt statt. Zehntausende von individuellen Pflanzen wurden untersucht. Nahezu alle hatten sie die langen Haare, aber es fanden sich doch auch einige wenige mit kurzer und krauser Behaarung.

Diese wurden isolirt eingesammelt und im nächsten Jahre hatte man die Nachkommenschaft in erster Generation. Diese zeigte für 30 Nummern die gewünschten Correlationen und somit die für Brauereizwecke vorgeschriebenen Eigenschaften der Körner. Von diesen wurden 22 ausgewählt, welche zusammen zu 8 durchaus neuen Typen gehörten. Sie übertrafen alles, was in dieser Richtung bisher je geleistet worden war. Es galt nun weiter, durch vergleichende Anbauversuche unter diesen besten die allerbeste ausfindig zu machen. Es ist hier nicht der Ort, auf die vergleichenden Methoden selbst einzugehen; es möge genügen, mitzutheilen, dass unter jenen 8 Typen eine sich als in jeder Hinsicht vorzüglich erwies. Diese Sorte, die Nachkommenschaft also von einer der im Sommer 1892 gewählten Stammpflanzen, erhielt den Namen Primus-Gerste. Sie gehört nicht zu der Chevalier-Gruppe, sondern ist eine wirkliche Imperial-Gerste. Wie diese hat sie steife Halme und lagert auf dem harten Boden der genannten Gegenden nicht. Aber nimmt man eine Probe ihrer Körner in die Hand, so kann man diese von der besten Chevalier-Gerste kaum unterscheiden. Hellgelbe Farbe und glatte, fein gekräuselte Oberhaut vereinigen sich hier mit der vorschriftsmässigen Form und Qualität, um eine Brauerei-Gerste ersten Ranges darzustellen. Man brauchte die Sorte nur zu vermehren, um sie dem Grossbetrieb übergeben zu können. Dazu bedurfte es selbstverständlich einer Reihe von Jahren, nahezu der ganzen zweiten und dritten Svalöfer Perioden. Neun Jahre nach dem ersten Suchen hatte die Primus-Gerste sich durch ihre Siege auf verschiedenen Gerste-Ausstellungen soweit ausgezeichnet, dass sie als Neuheit in den Handel gebracht werden konnte (1901). Sie empfahl sich nebenbei noch durch frühe Reife und reiche Erträge.

Dieses Beispiel würde genügen, um die Vorzüglichkeit und Leistungsfähigkeit der neuen Svalöfer Methode zu beweisen. Aber es ist nur eins aus einer langen Reihe. Genau in derselben Weise werden alljährlich Hunderte von neuen Stammpflanzen ausgewählt und vermehrt, bis die Nachkommen der besten unter ihnen, nach meist 5—6 Jahren in den Handel gebracht werden können. Einige wenige Sorten jährlich erreichen dieses Ziel, aber sie genügten, um die schwedische Landwirthschaft so bedeutend zu heben, dass sie jetzt diejenige aller anderen Länder zu überragen anfängt.

In dem genannten Jahre 1901 wurden in dieser Weise 18 vorzügliche neue Sorten publizirt. Darunter sind 5 Weizen- und 6 Gerstensorten, ferner von Hafer 3 und von Wicken 4 Neuheiten. Jede neue Sorte ist mit einem eigenen Namen belegt, welcher theils ihren

Ursprung aus Svalöf und theils ihre characteristische Eigenschaft angibt. Als Beispiele nenne ich Svalöfs Grenadier-Weizen, Svalöfs Schwanhals-Gerste, Svalöfs schwarzen Grossen-Mogol-Hafer und Svalöfs veredelte Grau-Wicken.

Wie aus dem beschriebenen Beispiele hervorgeht, gilt es, unter vielen Tausenden von Pflanzen die besten auszusuchen und diese in ihrer Nachkommenschaft nicht nur so rasch wie möglich zu vermehren, sondern daneben stets vergleichend zu prüfen. Hunderte von Stammpflanzen müssen in dieser Weise gewählt und gezüchtet werden, um eine einzige vorzügliche Handelsrasse zu erreichen. Daraus geht hervor, dass eine der ersten Bedingungen dieser Arbeiten eine genaue Buchhaltung ist. Jeder Stamm wird in das Buch eingetragen und erhält daselbst eine Nummer, welche er im Laufe der Jahre beibehält. Nur die zuletzt ausgewählten Sorten erhalten wirkliche Namen. Die Stammbuch-Nummer fängt in Svalöf stets mit einer Null an und ist dadurch in einfacher Weise von allen anderen Zahlen und Nummern unterschieden. Die darauf folgende Ziffer deutet die Gruppe an, zu der die neue Rasse gehört, während die übrigen Ziffern die Sorte selbst anweisen. So ist z. B. 0313 ein Zwerg-Ligowo-Hafer und 0353 der „Svalöfs Ligowo-Hafer II“.

Die Anzahl dieser Stammbuchsorten ist eine nahezu unglaublich grosse. Im Jahre 1900 wurden z. B. 2600 Nummern cultivirt, und zwar von Weizen, Gerste, Hafer, Erbsen, Wicken, Bohnen und Mais. Dazu kamen 138 vergleichende Versuche über nahezu fertige Rassen, von denen 12 alte, nur der Vergleichung halber gebaute Sorten waren, die übrigen 126 aber alle neue in Svalöf isolirte Rassen. In dem genannten Jahre wurden, von den im vorigen Sommer ausgesuchten neuen Stammpflanzen, zu dem vorhandenen Stock noch 431 neue Rassen mit Stammbuchnummern zugefügt. Solche Stammbuchsorten werden in Svalöf mit dem Namen von Pedigree-Culturen angedeutet. Es soll damit ausgedrückt werden, dass sie jede von einer einzigen ursprünglich ausgewählten Stammpflanze abgeleitet und von jeder Vermischung mit Pflanzen anderer Herkunft freigehalten worden sind. Durch Vergleichung dieser Pedigree-Culturen muss sich herausstellen, welche in jeder Gruppe die beste für die obwaltenden Verhältnisse ist. Diese Vergleichung umfasst nicht nur die Ernte, sondern den ganzen Lebenscyklus sowie die Anforderungen, welche die Sorte an die Feldarbeiten stellt. Alle diesbezüglichen Einzelheiten werden in die Journale eingetragen, und zwar in solcher Weise, dass sie alle, bei der endgültigen Beurtheilung bequem und gebührend berücksichtigt werden können. Zu diesem Zwecke wird

ein besonderes Buch in Stammbuchform gehalten, und darin werden die wichtigen Charakterzüge aller einzelnen Pedigree-Culturen in übersichtlicher Weise zusammengestellt.

Es lohnt sich, an dieser Stelle die Svalöfer Methode mit dem Selectionsverfahren einiger der hervorragendsten Züchter aus dem vorigen Jahrhundert zu vergleichen. Ich beschränke mich dabei auf diejenigen, deren Verfahren mit dem Nilssonschen am nächsten übereinstimmt. Es sind das diejenigen Züchter, welche ihre neuen Sorten durch einmalige Wahl unter nachheriger Vermehrung und Prüfung gewonnen haben. Sie stimmen in diesem Hauptpunkte mit dem Svalöfer Princip überein, unterscheiden sich von diesem aber dadurch, dass sie nur wenige auffallende Typen zu erkennen wußten und von dem nahezu unerschöpflichen Reichthum, welchen die landwirthschaftlichen Pflanzen an praktisch wertvollen Einzelindividuen besitzen, noch keine Ahnung hatten. Ihr Erfolg hing vom zufälligen Auffinden eines neuen Typus ab, sie kannten das methodische Aufsuchen nicht. Ihre Arbeit erforderte ganz besonders dazu angelegte Naturen und ist somit im Lauf der Zeiten stets eine seltene Erscheinung geblieben, von der neuen systematisch-vergleichenden Auswahl blieb sie also weit entfernt. Dieses Princip, das die Selection in die Hände eines jeden tüchtigen Forschers stellt, ist das Verdienst Nilssons; es ist geeignet, dem Selectionsverfahren eine unvergleichlich höhere praktische Bedeutung zu sichern als sein bisheriger hoher Ruf auch nur ahnen liess.

Der erste, welcher durch Auswahl einzelner Aehren neue Getreidesorten gegründet hat, war der englische Züchter Le Couteur auf der Insel Jersey. Er war durch den spanischen Professor La Gasca auf die Gemischtheit seiner Bestände aufmerksam gemacht worden. Er wählte 23 Typen von Weizen, vermehrte diese, erhielt sehr gleichförmige Bestände und brachte die besten Sorten in den Handel. Eine von diesen, die Bellevue de Talavera, ist eine vorzügliche, noch jetzt vielfach gebaute Sorte, welche von Vilmorin sogar in seinem berühmten Werke „Les meilleurs blés“ aufgenommen worden ist. Die Sorte ist so rein und gleichförmig, dass Halletts Versuche, sie nach dem stufenweisen Selectionsverfahren zu verbessern, vollständig gescheitert sind. Halletts Verfahren hat ja thatsächlich nur für Gemische wirkliche Bedeutung und der grosse Widerwillen, mit dem Hallett Le Couteurs Errungenschaft bespricht, deutet jetzt klar darauf hin, dass Le Couteurs Princip eigentlich das leistungsfähigere ist.

In derselben Richtung lehrreich sind die Arbeiten des schottischen

Züchters Patrick Shirreff. Im Anfange fand er von Zeit zu Zeit, als er seine Felder inspicirte, vereinzelte auffallend ertragsreiche Pflanzen Diese isolirte und vermehrte er, und bekam dadurch in der Regel neue vorzügliche Sorten, welche er mit Vortheil in den Handel brachte. Im Laufe eines Vierteljahrhunderts züchtete er in dieser Weise zwei neue Weizen- und zwei neue Hafersorten. Diese werden auch jetzt in Schottland im grossen vielfach gebaut. Im Jahre 1856 kam er auf den Gedanken, dass durch ein schärferes Suchen mehr Sorten gefunden werden könnten. Dieses leitete ihn zu einem Verfahren, welches als Vorläufer der Svalöfer Methode betrachtet werden kann. In dem genannten Jahre suchte er auf seinen Aeckern 70 Weizenähren, jede von einer anderen Pflanze und jede durch einen, wenn auch geringen Vorzug charakterisirt, aus. Er vermehrte die Nachkommenschaft von jeder Aehre getrennt, verglich sie genau miteinander und wählte am Ende die drei besten Rassen aus. Von diesen ist der Shirreffs bearded wheat in das genannte Werk Vilmorins als eine der empfehlenswerthen Sorten aufgenommen worden. Einige Jahre später wandte er dasselbe Verfahren auf Hafer an und erhielt hier vier gute Neuheiten. Die so isolirten Rassen waren stets von Anfang an einförmig und constant, eine sehr wichtige Eigenschaft, welche Shirreff aber merkwürdigerweise als selbstverständlich und der Erwähnung kaum werth betrachtete.

Vilmorins Zuckerrüben-Selection wäre hier anzuschliessen, doch sind seine Leistungen zu allgemein bekannt, um hier weiter auf sie einzugehen. Nahezu alle übrigen berühmten Züchter befolgten das Prinzip der allmählichen Verbesserung durch Selection und berücksichtigten nur gelegentlich die sich ihnen etwa darbietenden sogenannten spontanen Variationen.[1])

Die Auswahl von Stammpflanzen auf den Aeckern ist also das Hauptmerkmal der Svalöfer Methode. Die daselbst gesammelte Erfahrung hat gelehrt, dass diese Auswahl ein so reiches Material für die Züchtung zu geben im Stande ist, dass einerseits nahezu allen Bedürfnissen genügt werden kann und dass andererseits ein solcher Arbeitsüberfluss für Jahrzehnte vorhanden ist, dass kein Grund vorliegt, noch auf andere Verbesserungsmethoden sein Augenmerk zu richten. Die Wahl auf den Aeckern umfasst alle Variationen, welche dort gefunden werden, darunter auch die durch zufällige

1) Eine ausführliche historische Uebersicht hat Prof. Kurt von Rümker in seiner Anleitung zur Getreidezüchtung (Berlin 1889) gegeben. Dieses Büchlein gibt eine klare Darstellung der ganzen Fragestellung, wie sie zur Zeit des Anfanges der Svalöfer Arbeiten vorlag.

Beimischungen entstandenen Unreinheiten, und die Resultate zufälliger Kreuzungen. Liegen solche Kreuzungen viele Jahre zurück, so können die natürlichen Bastarde zu festen Rassen geworden sein, deren Nachkommenschaft in Einförmigkeit und Constanz den besten reinen Rassen nichts nachgiebt. Gilt es jüngere Kreuzungen, so variirt die Nachkommenschaft nach dem Isoliren oft noch stark, aber aus einem solchen Gemische können durch erneute Wahl oft gute constante Rassen isolirt werden. Künstliche Kreuzungen, die bisherige wichtigste Quelle von Neuheiten, werden in Svalöf selbstverständlich auch ausgeführt, aber sie stehen an Bedeutung hinter dem Hauptverfahren wesentlich zurück. Dazu kommt, dass ihre Producte oft stark variabel sind und somit erst rein gezüchtet werden müssen, und dass sie gar oft nicht das zu leisten im Stande sind, was man von ihnen erwartet. Denn gar häufig verliert man in einigen Characteren durch die Kreuzung mehr, als man in anderen gewinnen zu können glaubte.

Wie die vielen Hunderte von gut unterschiedenen, constanten Typen auf den Aeckern entstanden sind, ist eine Frage, welche den Practiker nicht berührt. In Svalöf betrachtet man sie wesentlich als die Folgen zufälliger Mutationen und von zwischen diesen nachher eingetretenen Kreuzungen. Die guten Neuheiten sind entsprechend selten. Zwar fehlen sie wohl auf keinem Acker, doch bilden sie meist nur einige wenige Prozente oder noch weniger des ganzen Bestandes. Dies geht schon aus dem oben angeführten Beispiel der Primus-Gerste hervor, gilt aber auch für andere Sorten ganz allgemein. Berücksichtigt man, dass in Svalöf die ganze erste Periode und die ersten Jahre der zweiten, zusammen etwa acht Jahre umfassend, nur ganz vereinzelte Neuheiten aufzuweisen hatten, während am Schluss der zweiten Periode (1896) bereits Hunderte von viel versprechenden neuen Rassen in Cultur waren, so ist es leicht, ein vergleichendes Urtheil über die alte und die neue Methode zu fällen. Im Grossen und Ganzen geht die Vermehrung so rasch, dass die Nachkommenschaft einer einzelnen Stammpflanze nach sieben Jahren etwa 75 Hektare einnehmen kann.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass die Svalöfer Methode im wesentlichen aus zwei Theilen besteht. Der eine ist das Aufsuchen der Stammpflanzen, der andere die Vermehrung, Vergleichung und Prüfung ihrer Nachkommenschaft. Die Erfahrung hat nun gelehrt, dass der erste Theil weitaus der schwierigste ist. Die Vermehrung geschieht in der üblichen Weise, unter denselben Verhältnissen und mit denselben Feldarbeiten wie im Grossbetrieb, und die vergleichende

Prüfung wendet theils die älteren, vielfach verbesserten Methoden an, theils beruht sie auf denselben Erfahrungen, welche auch der ersten Wahl zu Grunde liegen. Nahezu die ganze Forscherarbeit ist also jener ersten Auswahl gewidmet, während die spätere Behandlung der erhaltenen Pedigree-Culturen ihr gegenüber in den Hintergrund tritt. Dementsprechend wollen wir jetzt diesem systematischen Wahlgeschäft unsere Aufmerksamkeit widmen, um so mehr als gerade eine solche Behandlung uns eine Einsicht in die auf den Aeckern tatsächlich vorhandenen Verhältnisse geben kann. Die gegenseitigen Beziehungen der elementaren Typen, ihre oft auffällig grossen und praktisch hochwichtigen Unterschiede und vor allem die Correlationen zwischen ihren botanischen und den für den Landwirth bedeutungsvollen Eigenschaften wollen wir versuchen uns klar zu machen. Es handelt sich um die Grundlage der Methode und damit gleichzeitig um die Lehren, welche sie uns für ein richtiges Verständnis der Selections-Theorie in ihren weitesten Zügen bietet.

Hierbei ist im Auge zu behalten, dass das Aufsuchen von abweichenden Typen auf den Aeckern nie als eine endgültige Beurtheilung zu betrachten ist, da eine solche anerkanntermaassen nur in der genügend vermehrten Nachkommenschaft stattfinden kann. Andererseits aber muss an die Methode des Aufsuchens die Forderung gestellt werden, dass sie auch wirklich nahezu alles Nützliche herauszufinden gestattet. Denn ein Typus, der auf dem Felde übersehen wird, verliert dadurch selbstverständlich jede Aussicht, das Seinige zur Verbesserung der Bestände beizutragen.

Das Aufsuchen auf dem Felde beruht, wie bereits gesagt, auf dem Prinzip der Correlationen zwischen botanischen und praktisch wertvollen Merkmalen. Die einzelnen Pflanzen werden nach den ersteren gewählt, um erst in ihrer Nachkommenschaft nach den letzteren beurtheilt zu werden. Dieses Princip der Correlationen ist eine der wichtigsten, in Svalöf gemachten Entdeckungen. Es hat sich im Lauf der Jahre durchaus bewährt, erfordert aber ein ungemein eingehendes Studium der Einzelheiten der sichtbaren Charactere. Zahlreiche Züge, welche früher ganz bedeutungslos zu sein schienen und daher von dem beschreibenden Botaniker vernachlässigt wurden, haben plötzlich einen hohen Werth erhalten. Dazu kam, dass man über die Variabilität der einzelnen Merkmale durchaus falsche Vorstellungen hatte, und auch wohl noch hat. Die Unterschiede der elementaren Sorten wurden mit den Verschiedenheiten, welche von der fluctuirenden Variabilität und der äußeren Lebenslage bedingt werden, zusammengeworfen und verwechselt. Die Isolirung der

Typen und die Zucht ihrer Nachkommen in reinen Linien hat eine ungeahnte Constanz für zahlreiche anscheinend ganz geringfügige Merkmale kennen gelehrt, und das Gebiet des wirklichen Variirens, d. h. der fluctuirenden Variabilität, ganz wesentlich eingeschränkt. Gerade diese kleinen aber constanten Merkmale nun zeigen zu den praktisch wichtigen Eigenschaften auffallende Beziehungen und werden dadurch zu einem Hauptgegenstand des Studiums.

Die Beurtheilung bezieht sich auf die ganze Pflanze, sowie auf ihre einzelnen Aehren und Körner. Der Bau des Strohes, die Spindel der Aehre, die Merkmale der Hüll- und Deckspelzen, sowie ihrer Grannen, die Verzweigung der ganzen Inflorescenz, Grösse, Aussehen und Bau der Körner und alle anderen Merkmale werden berücksichtigt. Nach diesen Kennzeichen werden dann die unterschiedenen Formen in gewisse Gruppen geordnet, welche zusammen ein eigenes System bilden. Für jede Hauptform, z. B. für den Weizen, wird ein solches System ausgearbeitet, es umfasst alles, was dem Auge direct zugänglich ist, und schließt sich wo möglich an die bereits vorhandenen systematischen Eintheilungen der betreffenden Gruppe an. Offenbar handelt es sich dabei nicht um ein natürliches System oder um einen vermuthlichen Stammbaum, der die genetischen Verwandtschaften der einzelnen Typen anzugeben bestimmt wäre. Dieser Gedanke ist einerseits durch die rein praktischen Zwecke ausgeschlossen und andererseits durch die Ueberwägung, dass die zahlreichen natürlichen Bastarde in dem System genau in derselben Weise ihren Platz finden müssen, wie die reinen Typen.

Eine äusserst umfangreiche vergleichende Arbeit war hier vorzunehmen. Sie hat für einzelne Arten mehrere Jahre in Anspruch genommen und war so zeitraubend, dass die Haupttypen nur allmählich und nacheinander in Bearbeitung genommen werden konnten. Am meisten versprach der Bau der Rispe des Hafers und diese wurde somit zuerst in Behandlung genommen. Darauf folgten die anderen Getreidearten, dann Erbsen und Wicken, während andere hervorragende Culturpflanzen erst in den allerletzten Jahren einem systematischen Studium unterworfen worden sind. Die Entwicklung dieser vergleichenden und auswählenden Thätigkeit war andererseits durch ihre eigenen Leistungen eingeschränkt, da die Feldarbeiten im Ganzen und Grossen jedesmal nur so viele neue Pedigree-Culturen aufnehmen können, als ältere bei der jährlichen Beurtheilung ausfallen. Der ganze Versuchsumfang hat sich im Lauf der Zeiten auf etwa dreitausend solcher Culturen festgehalten, ein für den Uneingeweihten unabsehbares Feld bildend.

Wir wollen jetzt diese botanischen Systeme, nach denen die Auswahl der Stammpflanzen stattfindet, eingehender betrachten. Denn an ihrer Hand wird es uns am besten gelingen, einen Einblick in die Vielförmigkeit der Hauptarten und in die gegenseitigen Beziehungen ihrer so zahlreichen elementaren Formen zu erlangen. Es handelt sich dabei keineswegs um vollständige Beschreibungen, sondern im Gegentheil gerade um diejenigen Merkmale, welche sich von Geübten auf jedem Felde sicher beurtheilen lassen, wie z. B. die Form der Rispe beim Hafer, die Anzahl der Körner im Aehrchen und die Dicke der Aehre beim Weizen, den Ort der ersten Blüthe bei Erbsen usw. Hauptsache ist aber, dass die gewählten Merkmale nicht fluktuirender, sondern mutirender Natur sind, d. h. dass sie nicht unter dem Einflusse der äusseren Umstände oder in den einzelnen Jahrgängen wechseln, sondern durch lange Reihen von Generationen durchaus constant bleiben. Dieser Punkt wird aber in jedem einzelnen Fall und für jede einzelne ausgewählte Stammpflanze bei der Vermehrung ihrer Nachkommenschaft streng geprüft, und daher rührt in Svalöf eine überaus reiche und umfassende Erfahrung über den wirklichen Werth der in den Systemen benutzten Merkmale. Dieser Erfahrung verdankt man es, dass nur selten fehlgegriffen wird und dass, abgesehen von zufälligen Kreuzungsproducten, die isolirten Rassen nahezu immer rein und einförmig bleiben.

Um eine solche Erfahrung zu erreichen, ist aber ein so umfangreiches Studium erforderlich, dass jeder der Mitarbeiter Nilssons sich zum Spezialisten für irgend eine bestimmte Gruppe ausbilden muss. Der Director Nilsson hat die Arbeit mit den Getreidearten und namentlich dem Hafer bis 1900 betrieben, seitdem aber Dr. Nilsson-Ehle, während Herr Dr. H. Tedin vorzugsweise die Gerste, die Erbsen und die Wicken behandelt. Herr Lundberg studirte die Kartoffeln und Herr Walldén den Roggen. Andere Gruppen sind dem Dr. Hj. Möller und Anderen überlassen worden. Jeder von ihnen hat auf seinem Gebiete eine grosse Uebung und Erfahrung im Unterscheiden der elementaren Formen gewonnen und dabei durch ein emsiges Studium der beobachteten Correlationen zwischen den botanischen und den praktisch werthvollen Eigenschaften sich in den Stand gesetzt, auf dem Felde für jedes vom Typus abweichende Individuum seinen landwirthschaftlichen Werth mit einem erheblichen Grade vom Wahrscheinlichkeit festzustellen. Dieses befähigt den Forscher, einmal aus einem Bestande sehr zahlreiche Untersorten zu isoliren, und ein anderes Mal diejenigen Typen in geringerer Zahl auszusuchen, welche ganz bestimmten, jeweils gegebenen Bedürf-

nissen des Grossbetriebes zu genügen versprechen. Übung des Auges und der Hände, scharfe Beurteilung des Beobachteten und unbedingte Unterwerfung an die von der Natur selbst gegebenen Anlagen und Aussichten sind dabei die Hauptbedingungen. Jede theoretische Betrachtung, jede Hoffnung rein speculativer Natur ist durchaus auszuschliessen. Es handelt sich um Thatsachen, und nur um diese. Aber diese stellen sich in so reicher Fülle und in so grosser Ueppigkeit ein, dass die Bedürfnisse der Phantasie eigentlich von selbst in den Hintergrund treten. Zu gleicher Zeit nimmt dabei die reine botanische Wissenschaft einen hervorragenden Platz in der nur zu praktischen Zwecken unternommenen Arbeit ein. Gerade dadurch, dass ursprünglich aus dem Programm der Anstalt jedes rein wissenschaftliche Studium ausgeschlossen wurde, stellt sich jetzt der hohe Werth der Wissenschaft in der unbedingten Nothwendigkeit der Anwendung ihrer Methoden um so klarer und um so schärfer ins Licht. Und die zahlreichen, anerkannt vorzüglichen Veredelungen, welche mit Hilfe dieser Principien erreicht worden sind und seit Jahren ihren Werth im Grossbetrieb bewiesen haben, sind da, um das gute Recht der Methode auch für jeden Zweifler zu beweisen.

Wie bereits oben bemerkt wurde, beschränkt sich die Beurtheilung der neuen Rassen keineswegs auf die Ernte, sondern umfasst vielmehr die ganze Pflanze während der ganzen Dauer ihres Lebens. Für die Zwecke dieser Beurtheilung hat man einerseits umfangreiche Sammlungen angelegt, und andererseits besondere Apparate erdacht. Ausgedehnte Baulichkeiten enthalten Sammlungen von Aehren, Rispen, Samen und ganzen Pflanzen, welche genau systematisch angeordnet und etikettirt sind und so ein durchaus objectives Vergleichsmaterial bilden. Jede neue Sorte kann dadurch sofort in die betreffende Gruppe eingereiht und mit allen darin bereits entdeckten Typen verglichen werden. Diese Sammlungen haben in den letzten Jahren so sehr an Umfang und Bedeutung zugenommen, dass die Errichtung neuer Gebäude ein dringendes Bedürfniss geworden ist. Solche sind dann auch in Angriff genommen, nachdem der Reichstag vor etwa zwei Jahren die jährliche Zulage von 15 000 auf 40 000 Kronen (etwa 45 000 Mark) erhöht hat. Photographische und andere Abbildungen, graphische Darstellungen und Stammbäume bilden einen weiteren unerlässlichen Theil dieser Sammlungen.

Zu den Apparaten gehören in erster Linie die Classificatoren. Es sind dies combinirte Schiebermaasse und Rechenlineale mit losen Scalen von 15—40 nach der Zahl der Internodien der zu unter-

suchenden Aehren. Wünscht man eine Aehre zu classifiziren, d. h. ihre relative Dichtigkeit zu bestimmen, setzt man die entsprechende Scala ein, misst die Aehrenlänge ab und liest dann automatisch die Dichtigkeits-Ziffer ab. Um die Durchsichtigkeit der Gerstenkörner zu beurtheilen, hat man Schirme mit Löchern, welche je von einem Korn bestimmter Helligkeit ausgefüllt werden. Eine kleine Zange ist dazu eingerichtet, den Grad der Mehligkeit für Gerste und Hafer zu bestimmen. Andere Apparate haben den Zweck, aus den einzelnen Aehrchen einer Aehre oder Rispe alle untersten Körner, alle Körner des zweiten Platzes, alle diejenigen des dritten Ranges usw. zusammenzubringen. Eine Siebmaschine mit verticaler Bewegung des Siebes sortirt die grösseren und kleineren Samen. Es würde zu weit führen, hier über diese hochwichtigen Apparate eine ins einzelne gehende Uebersicht zu geben; ihre Beschreibungen finden sich in den Catalogen der fünfjährlichen Ausstellungen und namentlich auch in dem Svalöfer Specialcatalog für die vom Verein auf die Allgemeine Land- und Forstwirthschaftliche Ausstellung in Wien 1890 gesandten Gegenstände. Es kommt ja hier nur darauf an zu zeigen, mit wie grosser Sorgfalt und Genauigkeit die vergleichenden Beurtheilungen stattfinden.

Wohl die wichtigste Correlation bezieht sich auf das Verhältniss zwischen Körnergrösse und Qualität des Saatgutes. Und da dieses Verhältniss auch dem Laien verständlich sein dürfte, so will ich es hier in erster Linie als Beispiel besprechen. Man hat die Beobachtung gemacht, dass bei der Vergleichung verschiedener Samen einer selben Sorte die einzelnen anatomischen Bestandtheile nicht in demselben Maasse zu- und abnehmen. Wichtig ist für uns nur das Verhalten der Samenschale. Werden die Samen grösser, so nimmt die Dicke der Schale zwar zu, aber in geringerem Verhältniss. Grössere Körner haben somit relativ dünnere Rinden. Daraus geht aber unmittelbar hervor, dass ein Liter Körner um so weniger der nutzlosen harten und unverdaulichen Schalenbestandtheile enthält, je grösser die einzelnen Körner sind. Diese Regel gilt nun allgemein, sowohl wenn man die einzelnen Körner derselben Aehren miteinander vergleicht, als wenn man das Material von verschiedenen Individuen einer reinen Pedigree-Cultur nimmt, und endlich auch wenn man verwandte Stämme oder Rassen nebeneinander stellt. Aus ihr können nun eine Reihe von Folgerungen für die Auswahl abgeleitet werden. Selbstverständlich sind die grosskörnigen Individuen in einem gemischten Bestande als die besten zu betrachten. Ferner sind die einzelnen Körner in den Aehrchen zu berücksichtigen, denn

je zahlreicher diese sind, um so grösser pflegt das untere Korn zu sein, und dieses bestimmt vorwiegend den Werth der Ernte. Aehren und Rispen mit grösseren Körnern bedeuten erfahrungsgemäss eine grössere Ernte pro Hektar. Dazu kommt ferner, dass grosse Samen in der Regel auch gleichmässiger sind, es fehlen unter ihnen die extremen Abweichungen, welche in kleinerem Saatgut so häufig und so nachtheilig sind. Gleichmässiges Saatgut bedingt ferner ein gleichmässiges Keimen nach der Aussaat, und dieses wieder eine gleichzeitige Reife, wodurch bekanntlich grosse, sonst sehr schädliche Verluste bei der Ernte vermieden werden können. Grössere Samen und eine raschere Keimung sind oft die besten Mittel, um gewisse Krankheiten und Schädlichkeiten zu überwinden, namentlich solche, von denen die Gewächse in der ersten Jugend bedroht werden. Als Beispiel nenne ich die so verbreitete Fritfliege (Oscinis frit L.), deren Larven sich in die unteren Theile der keimenden Getreidepflanzen einbohren und oft mehr als die Hälfte der Pflänzchen eines Ackers verwüsten. Die Erfahrung lehrt, dass diese schwarzen Fliegen die schwachen Keimlinge, welche aus den kleineren Körnern hervorgehen, bevorzugen, während die kräftigeren Individuen am meisten widerstandsfähig sind und am raschesten die gefährliche Jugendperiode durchlaufen. Man hat in Svalöf Versuche mit getrennten Samen gemacht und mehrfach scheiterte die Cultur aus den kleineren Samen, während aus den abgesiebten grösseren Samen desselben Musters eine nahezu normale Ernte erhalten wurde. Namentlich beim Hafer sind diese Unterschiede ganz bedeutend. Sogar wenn man aus derselben Rispe die grösseren und kleineren Samen getrennt aussäte, beobachtete man eine verschiedene Empfindlichkeit für die Verheerungen der Fritfliege.

Das beschriebene Verhältniss zwischen Körnergrösse und Quantität und Qualität der Ernte gilt nicht nur für die Getreidesorten, sondern auch für Erbsen und Wicken, und scheint für die landwirthschaftlichen Gewächse im allgemeinen eine zuverlässige Richtschnur bei der Beurtheilung abzugeben. Es ist ja bekannt, dass auch sonst im Pflanzenreich sich die äusseren und inneren Ursachen, welche die Grösse des ganzen Gewächses oder bestimmter Organe bedingen, die einzelnen Theile oft in sehr verschiedenem Grade beeinflussen. Zwergpflanzen pflegen verhältnissmässig grössere Blüthen zu haben als ihre hohen Artgenossen. Im Herbst sind viele Blüthen kleiner als im Sommer und zeigen dabei entsprechende Abweichungen ihres Baues. Blumen, welche im Sommer die Staubfäden weit überragende Narben haben und demzufolge nur von Insecten befruchtet

werden können, sind im Herbst oft so kurzgrifflich, dass die Narben von selbst den Blüthenstaub berühren. Varietätsmerkmale sind oft an den kleineren Blüthen derselben Inflorescenz oder auf den schwächeren Seitenzweigen derselben Pflanze weit weniger ausgebildet als in den normalen Blumen. Ueberhaupt sind schwächere Knospen oder schwächere Regionen der Seitenachsen oft der Sitz sogenannter atavistischer oder subatavistischer Abweichungen. Es kann somit kein Wunder nehmen, dass auch in Samen und Früchten die einzelnen Bestandtheile von der wechselnden Grösse in sehr verschiedener Weise berührt werden.

Kommen wir jetzt zu den einzelnen Haupttypen, so wollen wir mit dem Hafer anfangen. Seine Rispen bieten ein so anregendes Material für ein detaillirtes Studium, dass sie wesentlich zu der Entdeckung der Principien der Correlation beigetragen haben. Im Jahre 1892 wurde Nilsson auf diese Verhältnisse aufmerksam und fing eine systematische Beurtheilung gerade mit dem Hafer an. Das Studium nahm mehrere Jahre in Anspruch, ergab aber so auffallende und so wichtige Resultate, dass schon nach wenigen Jahren der Entschluss gefasst wurde, auch die übrigen Getreidesorten in derselben Weise zu prüfen. Die früheren Beschreibungen der Rispen ergaben sich als ungenau und unzuverlässig und somit war es notwendig, sich nach neuen Merkmalen umzusehen. Die Grösse der Körner der einzelnen Aehrchen, sowie der ganzen Rispe, die Länge des Halmes, der Bau der Aehrchen, das Vorhandensein oder der Mangel der Grannen, namentlich aber die Form und Verzweigungsweise der Rispen gaben gute Merkmale. Die Anwendung dieser rein botanischen Kennzeichen hat bereits im zweiten Jahre (1893) einen so auffallenden und plötzlichen Fortschritt bedingt, dass die ganze Arbeit der Feldculturen und der Beurtheilungen wesentlich vermindert und vereinfacht wurde. Nahezu alle vorhandenen Handelssorten wurden als Gemische erkannt, aber oft bestanden sie aus denselben Gemengtheilen, nur in verschiedenem Grade vermischt. Die unerwartet hohe Anzahl reiner Typen war am Schluss dennoch bedeutend kleiner als die im Handel mit verschiedenen Namen belegten Waren. Für die vergleichenden Culturen waren früher zahlreiche Muster erforderlich. Ihre Zahl konnte auf einige wenige reduzirt werden, sobald ihre wahre Natur erkannt worden war. Diese Eliten aber behielt man bei, um mit ihnen den Werth der neu isolirten Sorten vergleichen zu können.

Von hervorragender Wichtigkeit zeigte sich die anscheinend so bedeutungslose Verzweigungsweise der Rispen. Denn die Ver-

zweigung findet nach bestimmten Gesetzen statt und ihre Form ist für jede einzelne Unterart streng erblich und scharf umschrieben. Die scheinbar chaotische Variabilität hat sich hier in ein herrliches System von klar erfassten Typen aufgelöst. Die steifen Rispen haben kräftige Zweige, welche die Hauptachse überragen, die schlaffen Rispen haben schwache Seitenzweige und einen langen Hauptgipfel usw. Wichtig ist auch der Sitz der grosskörnigen Aehrchen in der Rispe, d. h. ob möglichst viele oberhalb der Mitte sind, wo man stets die grössten Körner findet. Ganz geringe Schattirungen in der Farbe der Spelzen und der Körner haben sich als erblich und constant ergeben, und so gibt es jetzt in Svalöf rötlichgelbe, gelbe, strohgelbe, gelbweisse, graulichweisse, und andererseits braune, gelbbraune, graubraune, zimmtbraune, kastanienbraune, schwarzbraune und rein schwarze, völlig einförmige und constante Hafersorten, jede mit ihren besonderen Vorzügen für die Praxis.

Nach diesen Merkmalen sind nun die vielen Hunderte von Hafersorten in Gruppen und Untergruppen eingetheilt, welche den Forscher in den Stand setzen, die Auswahl auf den Aehren nach äusseren Kennzeichen durchzuführen und damit jedesmal, wenn es wünschenswerth erscheint, eine ganze Reihe von neuen Typen zu isoliren und den vergleichenden Vermehrungsversuchen zu unterwerfen.

In derselben Weise sind nun für Weizen und Gerste, für Erbsen und Wicken Systeme ausgearbeitet worden, welche auf äusseren oder botanischen Merkmalen beruhend, die Arbeit des Aufsuchens und der vorläufigen Werthprüfung in sehr wesentlichem Grade erleichtern. Es würde mich zu weit führen, hier auf alle Einzelheiten einzugehen, und so beschränke ich mich auf ein weiteres Beispiel, welches ich den Erbsen entnehme. Auch unter diesen gibt es Hunderte von gut unterschiedenen Typen. Die Arbeit wurde von Herrn Tedin durchgeführt, der im Jahre 1891 etwa 500 Stammpflanzen auswählte und isolirte. Die Nachkommenschaft der vereinzelten Mutterpflanzen ergab sich als einförmig und constant, während die verschiedenen Rassen durch zahlreiche äussere Merkmale sich von einander unterschieden. So findet man die Blüthen und Hülsen bei einigen einzeln, bei andern paarweise in den Blattachseln gestellt. Ein wichtiges Merkmal war der Ort der untersten oder ersten Blüthe. Diese steht bei den meisten Formen ziemlich hoch am Stengel, bei anderen aber tief, da ihr nur wenige blüthenlose Blattachseln vorangehen. Es hat sich nun eine Correlation zwischen diesem niedrigen Platz der ersten Blüthe und der Frühreife der Ernte herausgestellt, welche es ermöglicht, aus gemischten Saaten ohne weiteres die

frühreifen Typen herauszuwählen. Und da diese Eigenschaft im Grossbetrieb von hervorragender Wichtigkeit ist, leistet das Princip auch hier ausgezeichnete Dienste.

Die dritte Periode der Svalöfer Arbeiten, welche nach Jahreszahlen vorwiegend mit dem Quintennium 1896—1901 zusammenfällt, aber kaum scharfe Grenzen aufzuweisen hat, da die betreffenden Arbeiten theilweise schon früher angefangen haben und selbstverständlich auch jetzt die Hauptaufgabe der Anstalt bilden, umfasst ihrem Wesen nach auch die Anwendung der Methode auf andere als die erwähnten Gewächse. Allerdings handelt es sich dabei vorwiegend um praktische Fragen und nicht um wissenschaftliche Principien, aber für die rein wissenschaftliche Betrachtung ist die Erfahrung von hervorragender Bedeutung, dass der unerwartete Reichthum an Unterarten nicht etwa ein spezieller Fall, sondern eine ganz allgemeine Regel ist. Aus diesem Grunde wollen wir hier diesen Theil der Thätigkeit, wenn auch nur in kurzen Zügen, besprechen. Ich beschränke mich dabei selbstverständlich nicht auf die namhaft gemachten Jahre, sondern fasse alle Versuche in dieser Richtung als ein Ganzes zusammen. Die Ausdehnung des Princips auf andere Arten hat nur allmählich stattgefunden und sich erst in den letzten Jahren ganz bedeutend entwickelt.

Anschliessend an die Studien mit Erbsen und Wicken boten die Kleearten und die übrigen Hülsenfrüchte ein vielversprechendes Material. Rotklee war früher nur aus dem Auslande eingeführt und in Svalöf geprüft worden, bevor die Ware in Schweden in den Handel gegeben wurde; es hatte sich herausgestellt, dass nur die mitteleuropäischen Sorten die schwedischen Winter zu überstehen vermögen, während die amerikanischen Sorten nicht ausreichend winterhart und auch für Krankheiten empfindlicher sind. Bei der späteren Cultur in Svalöf zeigte sich der Rotklee ungemein reich an Unterarten, welche sich in der Form, Grösse und Farbenzeichnung der Blättchen, in der Länge und Verzweigung der Stengel, im Bau der Blüthenköpfchen und in der Farbe der Blüthen, sowie in einer Reihe von Eigenschaften der Samen voneinander unterscheiden. Alle diese Merkmale zeigen sich als erblich und constant, wenn man die Mutterpflanze isolirt, und sie correspondiren mit Eigenschaften, welche für die Praxis von Bedeutung sind. Kleinere Versuche mit Weissklee, Incarnatklee und anderen Arten sind gleichfalls vorgenommen worden.

Eine lange Reihe von mehrjährigen einheimischen Hülsenpflanzen empfehlen sich für den Anbau als Grünfutter. Verschiedene Arten

von Luzerne, Wicke, Lathyrus und anderen Schmetterlingsblüthlern sind in die Versuche aufgenommen worden. Auch diese ergaben sich als bunte Gemische und die Unterschiede zwischen den elementaren Arten waren hier bedeutend grösser als bei den Getreidearten. *Lathyrus heterophyllus* empfahl sich durch frühe Reife, süsses Laub, kräftiges Wachsthum und eine reiche Ernte. *Lathyrus pratensis* und *Vicia Cracca* eigneten sich als Mischsaat für Wiesenculturen. Von *Lotus uliginosus* gelang es bereits, eine breitblätterige Sorte und von *Lathyrus sylvestris* eine Peronospora-freie Unterart zu isoliren. Zahlreiche andere Typen befinden sich augenblicklich im Stadium der vergleichenden Versuche.

Kartoffeln und Futterrüben sind in den letzten Jahren demselben Auswahlverfahren unterworfen worden, und auch die Wiesengräser ergaben sich als der Veredelung bedürftig und fähig. Bei den letzteren handelt es sich namentlich darum, auf derselben Wiese nur solche Sorten gemischt zu cultiviren, welche zur Zeit des Mähens sich in dem vollsten Wachsthum befinden. Sorten, welche vor dieser Zeit reifen und harte Stengel bilden, sind im Heu weniger verdaulich und nachtheilig, während später reifende Unterarten zur richtigen Zeit noch zu wenige Blätter und Sprosse entwickelt haben, und somit einen entsprechenden Verlust in der Ernte bedeuten. Vorversuche mit dem Wiesenhafer (*Arrhenatherum* s. *Avena elatior*) lehrten, dass diese Pflanze ebenso reich an Typen ist als die Getreidesorten. Herr Tedin isolirte von diesen anfangs 14 Formen, von denen sich 8 im ersten Jahre der Vermehrung als weiterer Cultur und Prüfung werth ergaben. Eine zweite Wahl ergab 36 fernere Typen, unter denen 6 praktisch voraussichtlich bedeutungsvolle. Genau so verhält es sich, soweit man jetzt urtheilen kann, mit den anderen Gräsern, namentlich mit den so auffallend variablen Arten des Straussgrases (*Agrostis*).

Schweden umfasst, von den kalten Gegenden des Nordens bis zu der südlichen Spitze, eine lange Reihe von Climaten, und auch die Bodenverhältnisse sind sehr wechselnd. Es handelt sich also darum, nicht nur für Südschweden, sondern auch für die übrigen Provinzen die besten Unterarten von jeder Hauptsorte auszusuchen. Solches kann offenbar endgültig nur an Ort und Stelle geschehen. Mit Hilfe der vielen Schwedischen Landwirthschaftlichen Gesellschaften und anderer localen Vereine werden wo möglich überall im Lande solche Versuche angestellt. Die Bedingungen und Umstände sind selbstverständlich äusserst wechselnde, doch ist das Princip überall dasselbe. Die Auswahl der Stammpflanzen aus den gemischten

Saaten findet stets in Svalöf statt und die so erhaltenen Pedigree-Culturen werden anfangs dort vermehrt. Die Correlations-Gesetze weisen nun, mit geringerer oder grösserer Wahrscheinlichkeit, die eine Sorte als geeignet für diesen Boden und dieses Klima an, während sie andere Sorten als für andere Lebenslagen tauglich erscheinen lassen. Nach gehöriger Vermehrung wird dann die Saat versandt, und an dem betreffenden Orte einem vergleichenden Culturversuch zwischen den dort üblichen Formen derselben Hauptart unterworfen.

Neben diesen kleineren, überall zerstreuten Versuchen besitzt der Verein namentlich zwei Filialanstalten. Die eine zu Ultuna in Mittel-Schweden, die andere zu Alnarp in derselben Gegend, aber auf wärmerem Boden. Am ersteren Orte wird z. B. der neue Svalöfer schwarze Glockenhafer vorzugsweise gebaut.

Wir schliessen jetzt die Beschreibung der dritten Periode ab und wenden uns zur vierten, welche uns die Entdeckung und Ausbeutung eines neuen, bis jetzt von uns noch nicht berührten Princips vorführt. Diese Periode umfasst die fünf letzten Jahre, doch greifen auch hier die ersten Anfänge mehr oder weniger über die willkürliche Grenze (1901) zurück. Wie bereits am Anfange erwähnt, handelt es sich um den Lebenslauf der isolirten, je von einer einzelnen Anfangspflanze abgeleiteten Rassen. In weitaus den meisten Fällen erhalten diese sich durchaus rein und einförmig. In selteneren Fällen kommen aber Variationen vor, welche bisweilen atavistischer Natur sind und bisweilen für die Praxis nutzlose Veränderungen darstellen, welche dann ohne weiteres entfernt werden. Nicht allzu selten aber entstehen auch nützliche Abänderungen, welche als fortschrittliche Variationen betrachtet werden. Selbstverständlich werden diese isolirt und als neue Stammpflanzen behandelt. Sie pflegen dann in ihrer Nachkommenschaft einförmige und constante Rassen zu geben, welche weiter in vermehrenden und vergleichenden Culturen auf ihren wirklichen Werth zu prüfen sind.

Alle diese Variationen haben das eine gemeinsam, dass sie plötzlich oder stossweise und ganz unerwartet auftreten. In Tausenden von Culturen weichen nur einige wenige Individuen in dieser Weise ab, aber stets fehlen die Uebergänge. Weder in den vorhergehenden Jahren, über deren Reinheit die genaue Buchhaltung stets ein Urtheil erlaubt, noch gleichzeitig mit der Neuheit sieht man Zwischenformen oder stufenweise Fortschritte. Mit einem Schlage ist die neue Form da, vollendet in allen ihren neuen Eigenschaften, welche sich nachher in der Nachkommenschaft, auch bei stärkster Ver-

mehrung unverändert erhalten werden. Das ganze Auftreten solcher Neuheiten in Svalöf schliesst sich genau der Art und Weise an, in der im Gartenbau die bekanntlich nicht allzu seltenen Mutationen stattfinden. Oder mit anderen Worten: die wirklich einheitliche und reine landwirthschaftliche Rasse verhält sich in Bezug auf Variabilität und Mutabilität wie eine Gartenpflanze.

Ausser wirklichen Mutationen treten selbstverständlich auch zufällige Kreuzungsproducte auf. Abgesehen davon, dass eine gewählte Stammpflanze selbst ein Bastard sein kann und somit in ihrer Nachkommenschaft bereits in den ersten Jahren mehr oder weniger erhebliche Spaltungen geben wird, kann gelegentlich Blüthenstaub von benachbarten Parcellen auf die Narben gelangen. Dasselbe ist ja auch im Gartenbau ein äusserst gewöhnliches Ereigniss, dessen alljährliches Eintreten die vielen Arbeiten zur Reinerhaltung der Sorten bedingt. Diese Nachbar-Bestäubung wird mit dem Namen Vicinismus (Vicinus = Nachbar) bezeichnet. In den einzelnen Fällen hält es oft sehr schwer zu entscheiden, ob man mit einem solchen Fall von Vicinismus oder mit einer wirklichen Mutation zu thun hat.

Bevor wir die auf diese Fragen bezüglichen in Svalöf gemachten Erfahrungen zusammenstellen, wollen wir ein paar Beispiele ausführlich beschreiben, und zwar so, wie sie thatsächlich stattgefunden haben, ohne jede theoretische Interpretation. Beide beziehen sich auf neue Weizensorten der Svalöfer Pedigree-Culturen, und beleuchten zusammen die Aussichten, welche das Auftreten zufälliger, spontaner Variationen unter den reinen Rassen für die Praxis eröffnet.

Unter den neuen Sorten von Winterweizen, welche bereits zu Anfang der zweiten Periode isolirt wurden, und deren Pedigree-Culturen somit 1892 angefangen waren, befand sich eine, welche jetzt die Stammbuchnummer 0608 führt. Durch hohe und vortreffliche Halme und ungewöhnlich viel versprechende Merkmale der Körner zog sie bald die Aufmerksamkeit auf sich. Doch hatte sie zwei unbedingte Fehler: behaarte Schuppen und lange Grannen, denen zufolge sie bei anderen verwandten Neuheiten zurückstand und anscheinend ungeeignet war, jemals zu einer praktisch bedeutungsvollen Sorte zu werden. Dennoch wurde ihre Cultur behufs weiterer Prüfung fortgesetzt. Während vier Jahre erhielt sich die Rasse rein und einförmig, aber im Sommer 1896 trat in ihr eine Pflanze auf, welche sich durch den Mangel der Grannen auszeichnete. Auch die Dichte und Form der Aehren erwies sich als deutlich abweichend, aber die Behaarung war unverändert geblieben. Ihre Samen wurden

für sich geerntet und ausgesät und gaben eine höchst ungleichförmige Saat, welche sowohl begrannte als unbegrannte Individuen und unter beiden Gruppen behaarte und unbehaarte Aehren enthielt. Diese vier Haupttypen und einige andere wurden dann isolirt und für sich weiter gezüchtet; sie zeigten sich theilweise im ersten, theilweise im zweitfolgenden Jahre als einförmig. Im ganzen wurden acht constante und durchaus neue Formen erhalten, von denen vier auf Grund ihrer praktisch wichtigen Eigenschaften eigene Stammbuchnummern erhielten und in die vergleichenden Culturen aufgenommen wurden. Diese hatten nicht nur die beiden Mängel der Muttersorte, die Grannen und die Behaarung, verloren, sondern dazu auch viel dichtere und besser gebaute Aehren und steifere Halme erlangt, während sie übrigens die vorzüglichen Qualitäten des Kornes beibehalten hatten. Bald darauf trat der äußerst strenge Winter von 1900/1901 ein und lehrte, dass die neuen Sorten auch unter diesen Umständen die Mutterform an Ausdauer übertrafen, wodurch sie zu den wertvollsten Typen des ganzen Sortimentes von Winterweizen gerechnet werden mussten. Inzwischen erhielt sich der Stamm, aus dem diese Neuheiten entstanden waren, im Lauf der Generationen durchaus constant und einförmig, ohne jemals die beschriebene Abweichung aufs neue hervorzubringen. Dazu kommt, dass diese Abkömmlinge von der Mutterform in so auffallender Weise verschieden sind, dass ihre Abstammung von dieser völlig unbegreiflich zu sein scheint. Aber an dieser Thatsache kann eben auf Grund der continuirlichen und sorgfältigen Beobachtungen Nilssons kein Zweifel sein.

In anderer Weise verlief das Auftreten der Neuheit in dem zweiten Beispiele. Es betraf gleichfalls eine Sorte von Winterweizen, welche unter der Stammbuchnummer 0516 seit dem Jahre 1892 cultivirt und ursprünglich aus dem Herrenhof-Weizen ausgesucht worden war. Die Sorte zeichnet sich durch lange, dem Grenadier-Typus ähnliche, aber dünne und glatte Aehren aus. Ihre vorzüglichen Kornqualitäten machen sie zu einer der werthvollsten Sorten, während andererseits die schwachen Halme und unzuverlässige Winterhärte ihrer Vermehrung im Grossen im Wege stehen. Beim Durchmustern der Culturen im Sommer 1897 beobachtete Nilsson in diesem bis dahin durchaus gleichförmigen und constanten Stamme eine einzige Pflanze mit viel kürzeren, dichten und auffallend rundblüthigen Aehren und kräftigem Stroh. Noch in demselben Herbste wurden ihre Samen, nachdem sie getrennt geerntet worden waren, auf einer besonderen Versuchsparzelle ausgesät. Hieraus entstand, im Gegen-

satze zum oben erwähnten Beispiel, sofort eine durchaus einförmige Nachkommenschaft mit sehr characteristischem Baue. Es war eine neue Sorte, scharf von allen bis dahin cultivirten unterschieden. Sie wurde weiter cultivirt und vermehrt und blieb dabei ohne Varianten, wenigstens während der fünf Jahre, über welche ein Bericht vorliegt. Sie gehört zu den winterhärtesten Formen, die es giebt. Sie erhielt die Nummer 0319 und war so werthvoll, dass sie auch mit einem besonderen Namen belegt wurde. Sie heißt „Zapfenweizen", und dieses deutet auf die eigenthümliche eiförmige Gestalt der Aehren hin. Ihre Körner sind unter den Winterweizen, was der Perlweizen unter den Frühlingssorten ist. Dieselbe Muttersorte, aus der dieser Zapfenweizen entsprang, hat seitdem noch zweimal neue Typen hervorgebracht, diese waren aber nicht sofort constant, sondern konnten erst nach einigen Spaltungen zur völligen Reinheit gebracht werden.

Aehnliche Fälle wie die beschriebenen kommen in Svalöf nicht allzu selten vor. Namentlich der Hafer und die Erbsen bieten wichtige diesbezügliche Beobachtungen, und diese bestätigen alle die Regel, dass es sich nicht um Grannen halber Länge oder um eine Behaarung von geringerer Dichte handelt, sondern entweder um normale Grannen und normale Behaarung oder um deren völliges Fehlen. Die Uebergänge sind keine graduellen, sondern plötzlich und sprungweise auftretende, und zwar in allen den zahlreichen Einzelheiten, in denen sich solche Neuheiten von den schon bekannten Typen unterscheiden können.

Die erste Erwähnung dieser Mutabilität fand am Schlusse des ersten Jahres der vierten Periode, im Sommer 1902, statt. Seitdem hat die Zahl der Fälle wesentlich zugenommen, und ebenso ihre Bedeutung für die Gewinnung besserer Sorten. Dabei fiel es auf, dass die Verbesserungen gar häufig gerade in derjenigen Richtung auftraten, in der die Sorte selbst ihre Verwandten übertraf, oder m. a. W. gerade in denjenigen Eigenschaften, derenthalben die Sorte gebaut wurde. Es ist somit in gewissem Sinne eine Mutabilität in festen, im voraus bestimmten Richtungen.

Wie bereits bemerkt, hält es oft schwierig, in solchen Fällen die wirklichen Neubildungen oder Mutationen von den neuen Combinationen bereits vorhandener Eigenschaften durch zufällige Kreuzungen zu unterscheiden. Bekanntlich treten auch nach künstlichen Kreuzungen von Zeit zu Zeit unerwartete Neuheiten auf. So erhielt man in Svalöf z. B. durch Kreuzung von Gerstensorten mit einfachen Aehren einzelne Exemplare der Varietas composita, durch Kreuzung

langhaariger Sorten einzelne kurzhaarige usw., während andererseits aus der Kreuzung kurzhaariger Sorten keine langhaarigen entstanden. Aber vielleicht stammten die zu den Kreuzungen benutzten Eltern selbst von früheren Kreuzungen ab, und in derselben Weise scheint die Vermuthung wohl gestattet, dass einige der in Svalöf beobachteten Varianten Nachkommen älterer zufälliger Kreuzungen waren.

Reich an spontanen Variationen sind ausser dem Weizen namentlich auch der Hafer, die Erbsen und die Wicken. Den wichtigsten Fall beim Hafer bietet eine der besten schwarzkörnigen Sorten, welche als Mutation in einer seit 8—10 Jahren einförmigen Pedigree-Cultur einer weissen Form aufgetreten ist. Anfangs dachte man hier an die Möglichkeit einer zufälligen Beimischung. Da aber die Neuheit sich von allen bis dahin cultivirten oder auch nur erst isolirten Typen durch auffallende Merkmale unterschied, traf dieser Zweifel nicht zu. Es handelte sich offenbar um eine wirkliche Mutation. Bastarde spalten sich in ihrer Nachkommenschaft oft während einer Reihe von Generationen, und durch richtige Auswahl kann man dann alle die möglichen Combinationen ihrer Merkmale in constanten und einförmigen Rassen erhalten. Aber gerade in solchen Bastardrassen treten von Zeit zu Zeit auch neue Merkmale auf, welche nicht durch Combination der elterlichen Differenzen erklärt werden können, sondern entweder einem Sichtbarwerden bereits vorhandener, aber latenter Eigenschaften oder progressiven Mutationen ihren Ursprung verdanken. Solche Fälle kommen namentlich bei Erbsen und Wicken vor. Den gewöhnlich in zahlreichen Individuen auftretenden Folgen der Spaltungen gegenüber unterscheiden sie sich nebenbei durch ihre grosse Seltenheit. Ihre Merkmale sind von derselben Ordnung als diejenigen der in den Mischsaaten aufgefundenen und aus ihnen isolirten elementaren Arten und sie haben somit denselben systematischen Werth wie diese. Sowohl Erbsen als Wicken haben Selbstbefruchtung wie der Weizen und die Gerste, und wie bei diesen treten auch bei ihnen zufällige Kreuzungen von Zeit zu Zeit, aber im Ganzen und Grossen doch nur als seltene Ausnahmen auf. Bei den Wicken sind solche Kreuzungen etwas weniger selten als bei den Erbsen, und dementsprechend zeigen sie in den reinen Pedigree-Culturen etwas häufigere spontane Variationen. In den meisten Fällen gelingt es, diese von wirklichen Mutationen zu unterscheiden, und es unterliegt keinem Zweifel, dass beide Formen von Abänderungen gelegentlich bei allen den genannten Hauptgruppen vorkommen. Da aber für die Praxis der Ursprung einer

constanten Rasse, ob durch Mutation oder durch Vicinismus, durchaus gleichgültig ist, so liegt es auf der Hand, dass die Aufmerksamkeit in Svalöf ganz von der Leistungsfähigkeit in Anspruch genommen werden muss, während die genetische Seite der Frage nur nebenbei berücksichtigt wird. Eine Fülle von einschlägigen Beobachtungen findet sich in den Stammbüchern verzeichnet, harrt aber noch einer einheitlichen Zusammenstellung und kritischen Bearbeitung.

Während Weizen und Hafer, Erbsen und Wicken sich augenblicklich im Zustande der Mutabilität, oder wenn ich es so ausdrücken darf, in einer Mutations-Periode befinden, gilt dasselbe nicht von der Gerste. Dieses spricht dafür, dass wenigstens viele der fraglichen spontanen Variationen wirkliche Mutationen sind. Denn nach den ausgedehnten, in Svalöf gesammelten Erfahrungen sind Kreuzungen bei Gerste ebenso leicht möglich wie bei den beiden anderen Getreidearten, und wenn die sprungweisen Variationen nur Folgen zufälliger Kreuzungen wären, müsste man offenbar erwarten, dass sie bei der Gerste wenigstens nahezu ebenso zahlreich sein würden wie beim Weizen und beim Hafer. Diese Erwägung, die baldige völlige Constanz und das Auftreten von bis dahin in der ganzen betreffenden Gruppe fehlenden Merkmalen sprechen zusammen klar für die Deutung solcher Fälle als Mutationen.

Am Schlusse dieser detaillirten Beschreibung der wissenschaftlichen Seite der Svalöfer Arbeiten sei es gestattet, einen kurzen Rückblick darauf zu nehmen und ihre Bedeutung für eine der wichtigsten Streitfragen der Lehre von der Entstehung der Arten hervorzuheben. Ich schliesse dabei an die anfangs gegebene Eintheilung in vier fünfjährige Perioden an.

In der ersten Periode (1886—1891) arbeitete man nach den auch jetzt noch in Deutschland herrschenden Ansichten über das Wesen der Selection. Man wählte die anerkannt besten Handelssorten aus jeder einzelnen Gruppe und suchte diese durch allmähliche Auswahl zu verbessern. Die Arbeit bestand thatsächlich darin, dass in jeder Cultur die schlechten oder auch nur mittelmässigen Individuen und Aehren entfernt wurden, während von den übrigen die Ernte ohne weitere Trennung für die Aussaat im nächsten Jahre bestimmt wurde. Oder man siebte die Ernte und benutzte nur die grösseren Körner zur Aussaat, wie solches ja namentlich in der Probstei üblich ist. Die Versuche dauerten 4—5 Jahre, einige wurden sogar über 8 Jahre ausgedehnt. Die Methoden der Be-

urtheilung und des Aussuchens wurden in ganz erheblichem Grade verbessert und verschärft und das zu erreichende Ziel in jeder einzelnen Cultur möglichst genau umschrieben. Aber trotz aller Sorgfalt und Ausdauer fand eine wirkliche Verbesserung nur ausnahmsweise statt. Es liegt wohl nirgendwo ein so ausgedehnter und mit solcher Kritik durchgeführter Versuch zur Beurtheilung des alten Selectionsverfahrens vor, wie hier, und die Svalöfer Forscher betrachten denn auch das Urtheil als ein durchaus vernichtendes. Was das von Rimpau und so vielen anderen Züchtern mit so grossem Erfolg angewandte Verfahren thatsächlich geleistet hat, leistete es nur durch unreine Anwendung des Principes, nicht durch die Richtigkeit seines Grundgedankens. Das in jenem Verfahren thatsächlich verborgene, wirksame Princip sollte aber erst in der zweiten Periode der Svalöfer Thätigkeit entdeckt werden.

Es war die Entdeckung der wirklichen Einheiten, aus denen die sogenannten Arten der landwirthschaftlichen Pflanzen bestehen. Isolirt man von diesen beim Selectionsverfahren zufällig eine praktisch bedeutungsvolle, so hat das Verfahren Erfolg; wenn nicht, so führt auch die größte Ausdauer zu keinem Ziel. Es ist jetzt allgemein bekannt, dass die Linnéschen Arten aus Unterarten bestehen, deren Zahl aber, je nach den einzelnen Fällen, bedeutenden Schwankungen unterworfen ist. Für die Flora von Europa nimmt man im Grossen und Ganzen an, dass die meisten Arten etwa 4—6, selten weniger, bisweilen etwas mehr solcher elementarer Arten enthalten. Fälle, wie das Stiefmütterchen oder die *Draba verna*, in denen diese Zahl weit über Hundert erreicht, betrachtet man als Ausnahmen, obgleich die Untersuchungen Jordans doch eine nicht unbeträchtliche Reihe von Beispielen solcher Polymorphie ans Licht gebracht haben. In Svalöf fand man nun, dass die hervorragenden landwirthschaftlichen Pflanzen in ihrem Formenreichthum diesen bis dahin als Extreme betrachteten Fällen theils zur Seite stehen, theils sie noch weit übertreffen. Getreidearten, Erbsen und Wicken umfassen jede viele Hunderte von Formen. Es bedarf allerdings eines eingehenden und speciellen Studiums, um diese zu unterscheiden, aber wenn man sie isolirt hat, zeigen sie sich ebenso rein und ihrem Typus ebenso treu wie die Stiefmütterchen in Wittrocks und die Frühlingsblumen in Jordans berühmten Versuchen. Diese elementaren Arten weichen voneinander einerseits in botanischen und andererseits in praktisch werthvollen Eigenschaften vielfach ab. Bei Erbsen und Wicken sind die Unterschiede in auffallendem Grade grösser als bei den Getreidearten, aber auch bei den letzteren sind

sie doch so erheblich, dass nahezu für alle Bedürfnisse des Grossbetriebs die entsprechenden Sorten in den landesüblichen Saaten sich thatsächlich vorfinden. Man hat sie nur aufzusuchen und zu isoliren. Man benutzt dazu eine eingehende Kenntnis der Correlationen zwischen äusserlich sichtbaren, sogenannten botanischen Merkmalen und den innerlichen Eigenschaften der Qualität des Kornes, der Quantität des Ertrages, der Winterhärte, der Frühreife, der Widerstandsfähigkeit gegen Krankheiten und so vielen anderen Punkten, von denen der Werth für den Grossbetrieb bestimmt wird.

Im engen Anschluss an dieses Aufsuchen und Auswählen steht die vorwiegende Thätigkeit der dritten Periode, in der es gilt, von den isolirten Einzelexemplaren je eine eigene Varietät oder Sorte abzuleiten. Es geschieht dieses einfach durch Vermehrung unter den normalen Culturbedingungen, d. h. bei derselben Behandlung, welcher die betreffenden Sorten auch in der Grosscultur unterworfen werden. Nach sieben Jahren kann die Nachkommenschaft einer einzigen Pflanze 75 Hektare bedecken. Eine Wiederholung der Auswahl ist dabei in der Regel nicht erforderlich, die von je einer einzigen Mutter abgeleiteten Stämme stellen sich in weitaus den meisten Fällen als rein und einförmig heraus. Doch halten nicht alle das, was die Anfangspflanze zu versprechen schien. Es muss daher, während der Jahre der Vermehrung, fortwährend ein vergleichendes Studium stattfinden, welches zu entscheiden hat, welche von den isolirten Pedigree-Culturen thatsächlich und in jeder Hinsicht die beste ist. Man fängt mit Hunderten an, scheidet in den ersten Jahren weitaus die meisten nach botanischen und sonstigen leicht auffallenden Merkmalen aus und vergleicht die übrigen in Bezug auf ihren Productionswerth. Schliesslich giebt die ganze Selection vielleicht nur eine oder einige wenige empfehlenswerthe Neuheiten, aber die bis jetzt in den Handel gebrachten haben die landesüblichen Sorten so weit übertroffen, dass diese anscheinende Einschränkung eben nur eine Sicherung des Erfolges bedeutet. Die vierte oder letzte Periode berücksichtigt die von Zeit zu Zeit in diesen reinen Pedigree-Culturen auftretenden spontanen Variationen. Sie sind den gleichnamigen Vorgängen im Gartenbau ganz analog. Wie dort werden sie auch hier zum grösseren Theil durch zufällige Kreuzungen, zu einem kleineren aber durch Mutationen bedingt. Die letzteren sind theilweise retrogressiver, theilweise progressiver Natur. Die meisten dieser Neuheiten sind für die Praxis weniger werthvoll als die bereits in Cultur befindlichen Stämme, aber es giebt von Zeit zu Zeit einzelne, aus denen ganz

bedeutungsvolle Rassen abgeleitet werden können. Die durch Mutation entstandenen Neuheiten sind meist sofort völlig constant, während aus den Kreuzungsproducten oft erst nach einigen Spaltungen die den Erfordernissen entsprechenden Combinationen als reine Typen isolirt werden können.

Es war nicht meine Aufgabe, die hohe Bedeutung der Svalöfer Arbeiten für die landwirthschaftliche Praxis zu schildern. Dieses ist von anderer Seite in gebührender Weise geschehen. Ich habe nur versucht, aus den schwedischen Publicationen dasjenige übersichtlich zusammenzustellen, was mir für eine wissenschaftliche Beurtheilung des Selectionsprinzips von Werth zu sein schien. Für die Lehre von den elementaren Arten und für die Ansicht, welche diese als das Selectionsmaterial der Natur betrachtet, geben Nilssons Erfolge eine Reihe von Argumenten, welche neben den bisherigen an Beweiskraft in keiner Hinsicht zurückstehen.

(Archiv für Rassen- und Gesellschafts-Biologie, 3. Jahrgang, 1906, S. 325.)

ELEMENTARY SPECIES IN AGRICULTURE.

Franklin's name is honored all over the world, and the splendid services he has rendered to science and to humanity have had their influence in Europe as they have in America. Your president and secretary, in inviting me in your name to attend this celebration of the bicentennial of your great founder's birth, have offered me a welcome occasion of paying a tribute to his memory. It is not, however, without hesitation that I have accepted this honorable invitation. Philadelphia has been the center of botanical interest and research in this country for more than a century. The various contributions of your society to biological science are followed in Europe with intense interest. To speak before such a famous sphere of learning is not only a high honor, but also imposes a great obligation. In accepting the invitation I have trusted to your indulgence and to the interest shown by you in the broad questions of evolution, which of late have returned to the empirical methods and principles laid down by Darwin.

New facts and new conceptions are the result of half a century of industrious work. Darwin relied for a large part on the methods of selection which at his time were in use both in agriculture and in horticulture. He tried to show that the evolution of species at large has followed the same laws that underlie the evolution of races and varieties in culture. In broad lines he has succeeded in convincing his contemporaries of the validity of this analogy. Agricultural and horticultural experience, however, were at his time only imperfectly developed, and the amelioration of races, though successful in a large number of cases, had no really scientific basis. It did not afford all the evidence required for a thoroughly reliable theory. Complying with the prevailing belief of the most renowned agriculturists, which considered the breeding of races as a slow process of gradual amelioration, he proposed the same slow and almost imperceptible changes as the source of evolution in nature. Since his time experience and theory have made very manifest advances. Especially the principle of the unit-characters, which is the basis of the theory of origin of species by mutation, leads us to the acceptation of saltatory changes or so-called sports as the most probable way of nature

to produce new forms. According to this theory species are not changed into one another, but new forms arise sideways from the old ones. The whole strain continues unchanged and only produces from time to time single aberrant individuals. These are the real sources of all progress, and experience has shown that in the main their new characters are hereditary, and that their progeny remains true to their new types even from its first appearance.

In agricultural breeding-practice the production of new races is an intricate problem. In many cases their relation to the theoretical conceptions is quite clear, in others it is still surrounded with doubt. In my book on the mutation theory I have explained how the obvious facts agree with that idea, but it was at that moment impossible to remove all doubts and so I purposed to return to these questions another time (Mut. Th., I, p. 82). Five years have since elapsed and new discoveries have been published which enable us to give a far more complete analysis of the agricultural breeding processes. Especially at the agricultural experiment station in southern Sweden quite unsuspected facts relating to the variability of agricultural crops have been brought to light. They are of a nature to throw over all the old ideas concerning race amelioration and give proof that the methods now generally in use in Europe are faulty as well from a practical as from a scientific point of view. The director of that station, Dr. Hjalmar Nilsson, has discovered that most of our ordinary agricultural crops are not only composed of elementary species, as was long known before him, but that each cultural variety contains hundreds of sharply definite types. These are widely distinct from one another as well in botanical characters as in those properties which decide on their utility from the breeder's point of view. Moreover, they differ so widely from one another as to respond to almost all the requirements of the agricultural practice. By simply searching among them, the proper type may forthwith be found for almost each gap in practice. In this way they are seen to afford almost unexhaustible material for selection.

For to-day's theme I have chosen an application of these discoveries of Nilsson to a criticism of the current views concerning the bearing of agricultural breeding processes on the theory of evolution. Formerly I gave the warning not to trust too much to these processes and to make use, in scientific discussions, only of the most simple and clear cases (Mut. Theory, I, p. 59). The new facts, now at hand, go to prove that even the apparently simple methods of selection have been far more complicated than their authors sus-

pected. The slow and gradual working up of a cereal to a previously fixed ideal seemed to be a process of the simplest possible nature. In reality, however, it is composed of a series of factors, which the breeders themselves have not recognized, and which, therefore, it is now often impossible to discern in their descriptions. In broad lines such an analysis has been made practicable by Nilsson's discoveries. Unfortunately it conduces to a less high appreciation of the breeder's merits (Mut. Th., p. 82), but on the other hand it gives a stronger support to the theory of the saltatory origin of species.

The breeding of cereals results in varieties, which are as constant and independent as the best horticultural sorts. In some cases they are known to originate in the same way, by accidental sports, as in the instance of Beseler's oats losing their needles. Here their complying with the principle of mutation is obvious. In the large majority of cases, however, including the most renowned improvements of cereals and other crops, they are said to have been produced by the common slow and gradual process of selection. All such cases are surrounded with doubt, as well concerning their real origin, as in view of the degree of self-dependency which is reached at the end. Often practical reasons lead one to prefer the original seed to one's own harvest, especially when it is difficult to keep the cultures clean from vicinistic impurities. A race, which is really self-dependent, may in this way seem to be permanently related to the continuous selection of its pedigree. It is especially in Germany that this method of slow amelioration is much beloved and has given admirable results. One of the best known instances, and for which the historical records are the most complete, is the renowned rye of Schlanstedt, produced by Rimpau, which is now largely cultivated all over the central parts of Germany and the northern districts of France. In the year 1876 I had the privilege of visiting Mr. Rimpau on his farm at Schlanstedt and of studying his cultures. The choicest of his new rye occupied a small patch out on the fields, but surrounded by cultures of vegetables and other plants not belonging to the cereals. These minor cultures occupied a large square, which in its turn was surrounded by a complete range of shrubs. Thus the rye, standing in the midst of the square, was sufficiently hidden from possible contamination by pollen of other varieties. On the other hand, it was given the same soil and exposure and almost the same cultural treatment as the average cultures.

This race had been started by Rimpau nine years before, in the

year 1867. At the time of the harvest of that year he had inspected, as he told me, a large number of his rye fields and selected all the ears which seemed to him to surpass the others quite strikingly. He brought home a handful of them, repeated the trial and mixed their seeds. This mixed condition of his seed in the beginning of his race has now become the weak point, where the whole principle of his method is open to criticism.

The seeds were sown next year, and in the harvest the same selection of the best ears was repeated. Care was taken to exclude all those, which by some external condition could have profited from more space or more manure than the remainder, and could have grown large by such accidental means. No care, however, was taken to isolate the individuals and to sow their seeds separately, the principle being that all the plants belonged to one race, and that this race had to be ameliorated. This principle of ameliorating a race without isolating its possible constituents seemed at that period to be the right one, though now it can hardly be considered as scientifically correct.

Each year in the same way the best ears were chosen from the continuance of the choicest strain, and after the exclusion of all ears of minor value the remainder were sown on a field and multiplied without further selection in order to produce all the seed required for the sowing of the whole farm. It took three or four years to reach this quantity. After twenty years of continued selection the choice strain was so much improved as to produce a race distinctly richer than the ordinary varieties of rye in middle Germany, and slowly but gradually it found its way first into the surrounding farms and afterwards over large parts of the country. During this period Rimpau was enabled to sell all his harvest as seed-grain, obtaining in this way a most satisfactory recompense for his labors. Shortly afterwards the rye of Schlanstedt was introduced into France, where it soon overthrew the local varieties, especially in the departments north of Paris. Even there it is ordinarily cultivated from original seed, produced directly by Rimpau or multiplied only during some few generations by seed merchants.

For our critical purpose, it is highly interesting to note how a French agriculturist, Professor Schribaux of the Institut Agronomique of Paris explains the conditions of keeping the Schlanstedt rye up to its original qualities. He says: "In order to do this, care must be taken to sow the seeds on a field which is as far removed as possible from all other cultures of rye. Moreover, the field should

be large and protected all around by a hedge of trees and shrubs. Without this precaution the rye of Schlanstedt would soon degenerate through accidental crosses with the local varieties." Such crosses would, under any other conditions, be unavoidable and soon wholly deteriorate the race ("Almanach du Cultivateur," 1892, p. 69).

From this judgment, given by an authority who has so much contributed to the wealth of northern France by the introduction of this variety, we may deduce some conclusions as to the constancy of Rimpau's rye. It is clear that Schribaux takes the race to be substantially constant and explains the necessity of continued selection only by the impending danger of crosses with varieties of minor value. Hence it follows that the main significance of the pedigree culture on the farm of Rimpau must be the same and that at least in later years his pedigree must have gained a degree of uniformity, which is in no need of any further improvement. The real act of effective selection is thereby brought back to the first years, but how many generations of true selection it has taken to render the rye of Schlanstedt uniform and pure it will, of course, always remain impossible to tell. The explanation of Rimpau's success must, therefore, for a large part remain hypothetical. If now we try to give such an explication on the ground of the theory of mutation and of the already quoted discoveries of Nilsson we may suggest the following: At the period when Rimpau started his pedigree, his rye fields must have contained numerous elementary species, not observed or distinguished by him or by any other agriculturist of his time. Among the ears which he selected a good number of these aberrant types will, of course, have been represented, since he selected only those which caught his eye by some striking useful difference from the main type. Of course, he sought for ears of one and the same ideal type, having a large number of big kernels. But notwithstanding this, his handful of ears must have belonged to more than one elementary species. Among these units of his selection some will have been better yielders than others, and the subsequent selection of his twenty years of pedigree-culture will slowly but surely have eliminated the units of minor worth. This would result, at the end, in a complete isolation of the best one of all the types, which he originally, but unconsciously, selected and mixed.

Or, in other words, Rimpau's pedigree culture was started as a mixture of a number of excellent types, and his yearly selection gradually reduced this number, until he had isolated and purified the very best one among them. This point was, of course, only uncon-

sciously reached, but then it must have made his rye independent of all further real selection, reducing the process to the care of excluding vicinism.

If this explication of Rimpau's process is true it, of course, holds good for all similar cases of slow and gradual amelioration of agricultural plants by selection. Thereby it would deprive the theory of the origin of species by small and continuous changes of its last support in the realm of the vegetable kingdom.

It remains to be shown that the new facts give sufficient proof of the exactness of this suggestion. They relate to the question of the part which fluctuating variability and mutability may have played in the selection culture of Rimpau. An exact notion of the first phenomenon, as stated by the works of Quetelet (1870) and Galton (1889), had only found its way into botanical investigations about the year 1894, or nearly twenty-five years after Rimpau started his pedigree of rye. At his time, therefore, no distinction of this kind could be made, and it is only natural that he took his selected specimens to be the extremes of ordinary fluctuating variability.

This point of view and this lack of distinction between the now so clearly contrasting processes has prevailed for a long time among agriculturists. As an instance I may quote the work of Willet M. Hays, now in Washington (1899, Bull. No. 62, Agric. Exp. Station, Minnesota). He has ameliorated the wheat of Minnesota by breeding, from the local races Fife and Blue Stem, better and more yielding varieties, which now in large part have supplanted the old types. Besides his practical results he has given some theoretical considerations in which he compares his selected mother plants with the principle of fluctuating variability and explains them as extremes in the curves which constitute the law of Quetelet. "In each one thousand plants of wheat," he says, "there are a few phenomenal yielders, and the method of single-seed planting makes it practicable to secure these exceptional plants, and from these new varieties can be made" (p. 429). But according to our present knowledge, the isolation of such plants, if they were truly extremes of fluctuating variability, would lead to a regression to mediocrity, as it has been called by Galton, and not to constancy nor to an exact keeping up of the extreme type. Therefore the supposition is allowed that the phenomenal yielders of Hays were in reality representatives of distinct elementary species, which had been hidden until his time. His method of selecting enabled him to single them out, and his new principle of single-seed planting, which conduced to his high achieve-

ments, at the same time indicated the way for an explication on the basis of our present views concerning the different types of variability.

It would take me too long to describe the methods and cultures of the Minnesota Experiment Station, and I may assume that their leading principles and practical results are well known. But I wish to point out that, exactly in the principle of sowing the seeds of individual selected plants separately, Hays gained a distinct advantage over the slow process of Rimpau and the other German breeders. He found, by his method, that the isolated strains are at once constant and pure. They had only to be multiplied in order to give a new race. Of course, the different mother plants had to be compared in their progeny, and among a large number of such new pedigree races only one or two were found to be the very best. The remainder had to be rejected, and only those few excelling ones could be introduced with advantage into the field-cultures of the state.

If now we compare this principle of Nilsson and Hays with the method of Rimpau we find that the Swedish and American breeders by one single choice isolated the very best strains and observed them to be constant and pure. The German breeders, on the other hand, by selecting a number of ears, must have got impure races, and wanted a long succession of years and a constantly repeated selection in order to reach the same result in the end.

Hence we may deduce the supposition that if Rimpau in starting his experiments, now forty years ago, had had at his disposition our present knowledge of variability, he would have sown the kernels of his selected ears separately and selected at once among the resulting strains the very one which now bears the name of his farm. No continuous culture and repeated selection would have been needed, and the false appearance of a slow and gradual improvement of a race by selection would simply have been avoided.

The German breeding process has always been one of the most valuable arguments for the theory of gradual selection and was of late considered as its last botanical support. By means of the discoveries of Nilsson and Hays this support has now been broken down, and agricultural selection is no longer an argument against the conception of an origin of species by saltatory changes.

(Proceedings of the American Philosophical Society, Vol. XLV, 1906, p. 149.)

AELTERE UND NEUERE SELECTIONSMETHODE.

Die Ansicht, dass in der Natur die Arten durch äusserst langsame, nahezu unsichtbare Umwandlungen auseinander hervorgehen, wurde bisher im wesentlichen durch zwei Gruppen von Beobachtungen gestützt. Erstens fehlte es an direkten Nachweisen für ein plötzliches oder doch rasches Entstehen neuer Formen, und zweitens beruhte das landwirthschaftliche Selectionsverfahren auf dem Principe der allmählichen Verbesserung.

In Bezug auf den ersten Punkt hat sich die Sachlage in den letzten Jahren verändert. Die Arbeiten von Korshinsky haben gezeigt, dass wenigstens im Gartenbau das plötzliche Auftreten von Neuheiten die Regel ist, sowohl in der Cultur als im Freien. Die Gattung *Oenothera* hat sich ferner als mutabel ergeben und liefert ein Material, an dem jeder sich durch Aussaaten von der sprungweisen Abänderung der Arten überzeugen kann. Zahlreiche andere Beobachtungen haben sich daran angeschlossen. Das Studium der elementaren, constanten und scharf voneinander getrennten Arten ist wiederum in den Vordergrund getreten und hat die Ansichten über den systematischen Werth der Formen, welche bei stossweisen Veränderungen auftreten können, durchaus geklärt.

Die Selection landwirthschaftlicher Gewächse ist gleichfalls in eine neue Periode eingetreten. An der landwirthschaftlichen Versuchsstation Svalöf in Schweden ist ein auf neuen Principien gegründetes Verfahren entdeckt und eingeführt worden. Eine ansehnliche Reihe von neuen Getreidesorten ist dem Handel übergeben worden, und obgleich der Zweck der Anstalt wesentlich die Hebung des Landbaues in Schweden selbst ist, so finden die neuen Rassen doch auch im Auslande Anerkennung. In Deutschland sind sie namentlich durch die Reiseerinnerungen von Dr. A. Stutzer und Dr. P. Gisenius: „Der Wettbewerb der dänischen und schwedischen Landwirthe mit Deutschland“ (Stuttgart 1904) bekannt gemacht, und durch die Deutsch-Schwedische Saatzuchtanstalt und die Graf Arnim-Schlagenthin'sche Kartoffelzuchtstation zu Nasserheide bei Stettin eingeführt worden.

Das ältere, deutsche Selectionsprincip nahm an, dass man jeder beliebigen Culturpflanze bestimmte Eigenschaften aufzwingen könne, wenn man nur, nach einem im voraus festgestellten Ideale arbeitend, immer diejenigen Individuen zur Weiterzucht auswähle, welche

sich diesem Ideale am meisten näherten. Das Ideal hatte auf möglichst zahlreiche Eigenschaften Rücksicht zu nehmen, konnte aber selbstverständlich nicht alle umfassen. Um nun nicht bei der Auswahl in Bezug auf diese unberücksichtigten Punkte vielleicht mehr zu verlieren als man durch die Verbesserung der übrigen gewann, war es die Regel, mit gemischten Saaten zu arbeiten. Der Versuch fing mit einer Gruppe von Aehren, Rispen oder Pflanzen an, und jedes Jahr wurde wieder eine gewisse Anzahl ausgewählt. Man nahm an, dass die sich dem Auge entziehenden Eigenschaften dadurch, trotz der Selection, im Mittelmaass verharren würden. Zahlreiche hervorragende Getreidesorten sind nach diesen Principien gezüchtet worden, und über seine hohe Bedeutung für die Praxis kann kein Zweifel obwalten. Andererseits ist es den Landwirthen wohl bekannt, dass das Princip gar häufig im Stiche lässt. Man hat viele Selectionsversuche anzufangen, um die Aussicht zu haben, einen bis nahe ans Ideale durchzuführen. In den meisten Fällen erreicht man nach dieser Methode gar keine Verbesserung des Vorhandenen.

Sehr wichtig ist die Frage, ob die so erhaltenen Rassen am Schlusse von der weiteren Selection unabhängig werden oder nicht. In Deutschland herrscht die Ansicht, dass solches nicht der Fall sei. Sobald die Selection aufhört, trete Rückschritt ein. Ein oder zwei Jahre könne man eine Rasse von eigenem Samen fortbauen, dann aber müsse man stets wieder auf Originalsaat zurückgreifen. Es leuchtet ein, dass diese Ansicht die Production des Saatgutes in den Händen der Züchter verbleiben lässt, und dass diesen ein ganz bedeutender Theil ihres Gewinnes abgehen würde, wenn jeder Landwirth nach einmaligem Ankauf selbst seine Samen für die weiteren Generationen ernten könnte. Diese Sachlage ist bekanntlich im Gartenbau die normale, beschränkt aber den Gewinn einer Neuheit nahezu völlig auf das erste Jahr der Einfuhr. In meinem Werke über „Die Mutationstheorie“ habe ich mich an die herrschende Ansicht angeschlossen. Es lag für mich kein Grund vor, sie zu bezweifeln, namentlich da mein verstorbener Freund Wilhelm Rimpau einer ihrer überzeugten und hervorragender Vorfechter war. Und noch im Frühjahr dieses Jahres (1906) wurde sie in der Preisliste der citirten Deutsch-Schwedischen Saatzuchtanstalt von Grafen Arnim aufs wärmste verteidigt.

Dennoch fehlte es nicht an Bedenken. Erstens war die Selection der Getreidearten doch offenbar ein anderes Verfahren als diejenige der Zuckerrüben, und zweitens tauchten von verschiedenen Seiten

Angaben auf, dass der angebliche Rückschlag der neuen Sorten nur auf Verunreinigungen und nicht auf wirklichen Atavismus zurückzuführen sei. Der Landwirth könne ganz gut selbst sein Saatgut ernten, wenn er nur seine Felder rein halte, sowohl von der zufälligen Beimischung von Samen verwandter Sorten als auch von der Kreuzung mit anderen minderwerthigen Varietäten. Bei Zuckerrüben aber nimmt der Zuckergehalt nach zwei oder drei Generationen sehr merkbar ab, sobald man nicht jedesmal aufs neue von polarisierten und ausgewählten Rüben ausgeht.

Die in Svalöf angestellten Versuche haben nun in dieser Beziehung eine ganz unerwartete Aufklärung gebracht. Sie haben nicht nur für die Praxis, sondern auch für die Descendenzlehre eine überaus hohe Bedeutung. Sie zeigen klar, weshalb in einigen Fällen das gewünschte Ziel erreicht wurde und in anderen nicht. Damit fällt aber die Anwendbarkeit der üblichen Selectionsmethode auf die Frage nach der Entstehungsweise der Arten der Natur völlig hinweg, und was davon vielleicht noch übrig bleibt, schliesst sich durchaus den im Gartenbau beobachteten Vorgängen an. Für die Wissenschaft bedeuten diese Entdeckungen die volle Anerkennung der elementaren Arten als das nahezu ausschliessliche Zuchtmaterial, sowohl in der Praxis als auch in der Natur.

Aus diesem Grunde lohnt es sich, die ältere und die neuere Selectionsmethode hier miteinander zu vergleichen. Selbstverständlich nicht in Bezug auf ihre Leistungsfähigkeit für die Praxis, sondern nur als Grundlage für die Lehre von der Umwandlung der Arten. Es scheint mir eine solche Auseinandersetzung um so mehr erwünscht, als die Ergebnisse der Svalöfer Versuchsstation in einer eigenen, schwer zugänglichen und in schwedischer Sprache verfassten Zeitschrift, der „Sveriges Utsädes förenings Tidskrift“ veröffentlicht worden sind. Soviel mir bekannt, liegt noch kein übersichtlicher Bericht in deutscher Sprache vor[1]).

Die Versuchsanstalt zu Svalöf (sprich Swalöw) in der südschwedischen Provinz Schonen wurde im Jahre 1886 gegründet. Sie hat in ihrem Programm weder Lehrthätigkeit noch rein wissenschaftliche Untersuchungen. Sie arbeitet nur im Dienste der Praxis, aber ihre Methoden sind durchaus wissenschaftliche. Diesen Umständen verdankt sie zu einem wesentlichen Theil ihre hervorragenden Errungenschaften. Anfangs arbeitete man nach den auch

1) Vgl. meinen Aufsatz auf S. 380 dieses Bandes; „Die Svalöfer Methode zur Veredelung landwirthschaftlicher Culturpflanzen“.

jetzt noch in Deutschland geltenden Principien der Auswahl nach einem vorgesetzten Ideal und der allmählichen Verbesserung der landesüblichen oder der eingeführten Sorten. Der Erfolg war der nämliche wie überall: einige gute neue Rassen wurden erhalten, aber die Mehrzahl zeigte sich widerspenstig. Namentlich gelang es nicht, den wichtigsten Bedürfnissen der schwedischen Landwirthschaft entsprechende Rassen zu erzeugen und dadurch wurde der Glaube an der Leistungsfähigkeit des Principes selbstverständlich erschüttert.

In dieser Sachlage fand der jetzige Director der Versuchsanstalt, Dr. N. Hjalmar Nilsson, die Culturen, als er im Jahre 1890 ernannt wurde. Er entschloss sich sofort, die laufenden Untersuchungen allmählich abzuschliessen und neue anzufangen, um zunächst zu einer Critik der damaligen Methode zu gelangen. Er isolirte dazu etwa tausend neue Typen, welche er unter den damals auf den Aeckern der Anstalt cultivirten Sorten aussuchte. Er säte die Samen auf isolirten Parcellen und prüfte die Nachkommenschaft auf Gleichförmigkeit und Leistungsfähigkeit. Er hatte aber selbstverständlich nach der üblichen Methode ausgewählt und für jede Cultur eine Gruppe von Aehren bezw. Rispen vom gleichen Aussehen zusammengesucht. Im nächsten Jahre fand er, dass fast auf jedem Feldchen der Bestand ein ungleichförmiger war, und somit ein reichliches Material für eine erneute Wahl lieferte.

Ganz vereinzelte Feldchen bildeten aber Ausnahmen von dieser Regel. Sie trugen jedes nur einen einzigen Typus. Die genaueste Vergleichung war nicht imstande, Unterschiede zu entdecken, wenigstens keine von jener Grösse, wie sie gewöhnlich zu Selectionszwecken benutzt wurden. Hier war keine weitere Wahl möglich, sondern es waren einförmige — und wie sich später ergab — constante Rassen erhalten worden. Glücklicherweise war über die Culturen in so ausführlicher Weise Buch geführt worden, dass es möglich war, der Ursache dieser auffallenden Erscheinung nachzuforschen. Und da ergab sich, dass die betreffenden Parcellen diejenigen waren, für welche nur die Körner aus je einer einzigen Aehre benutzt worden waren. Es war eben keine zweite Pflanze desselben Typus aufgefunden worden. Auf allen übrigen Feldchen war eine gemischte Saat, von zwei oder drei oder meist von mehreren Individuen, ausgesät worden.

Hieraus ergab sich die Folgerung, dass die Nachkommenschaft einer einzigen Getreidepflanze rein und in sich gleichförmig ist, während gemischte Saaten gemischte Bestände geben. Dieser Schluss wurde dann sofort einer Prüfung im grösstmöglichen Maass-

stabe unterworfen. In demselben Jahre, 1892, wurden die Aecker wiederum durchmustert und alle abweichenden Aehren und Rispen eingesammelt. Jetzt wurde aber alles getrennt ausgesät und jede Parcelle des nächsten Sommers stammte also von einer einzigen Mutterpflanze ab.

Die Erwartung war aufs höchste gespannt, wurde aber von dem Ergebniss noch weit übertroffen. Es waren etwa 2000 Einzelculturen vorhanden. Fast alle waren sie durchaus einförmig, die vorhandenen Unterschiede innerhalb der einzelnen Feldchen waren theilweise durch geringfügige Abwechslungen im Boden oder in der gegenseitigen Entfernung der Halme bedingt, theilweise waren sie so unbedeutend, dass darauf keine Selection gegründet werden konnte. Eine Wiederholung der Auswahl war einfach unmöglich. Damit war das Princip der einmaligen Wahl entdeckt worden, es hat zur Bedingung, dass jedesmal nur eine einzige Mutterpflanze als Ausgangspunkt genommen werden darf. Thut man dieses, so ist die Nachkommenschaft sofort einförmig und constant und für weitere Selection ungeeignet.

Allerdings gab es Ausnahmen. Einzelne Parcellen zeigten gemischten Bestand. So waren z. B. unter 422 Haferstämmen 397 einförmige und 25 variabel. Spätere Untersuchungen haben ergeben, dass es sich hier stets um Bastarde handelt. Entweder waren die eingesammelten Mutterähren selbst von Bastardpflanzen erzeugt, oder sie waren selbst theilweise mit fremden Blüthenstaub befruchtet worden. Bekanntlich erhält man aus Bastardähren unter den Getreidesorten ganz gewöhnlich Spaltungen in der Nachkommenschaft. Solche Bastardirungen sind aber nach den Beobachtungen Nilsson's auf den Getreidefeldern, auch wo Selbstbefruchtung die Regel ist, weit weniger selten als man bis dahin anzunehmen geneigt war. Für die Praxis bieten solche bunte Culturen ein Material für neue Selectionen, aus denen, wie leicht ersichtlich, theils reine und constante Stämme, theils wiederum gemischte Bastardculturen hervorgehen werden.

Das Princip der Gewinnung reiner und constanter Rassen durch einmalige Auswahl ist seitdem in Svalöf das alleinherrschende geworden. Mit der erwähnten Ausnahme wird niemals anders gearbeitet. Das Ergebniss ist stets das nämliche, und viele Tausende von solchen Rassen sind im Laufe der Jahre aus den landesüblichen Sorten isolirt worden. Sie lassen sich sehr rasch vermehren und werden dann im Laufe der Jahre vergleichenden Prüfungen unterworfen. Dabei nehmen die günstig beurtheilten an Umfang zu,

während die untauglichen und mittelmässigen aufgegeben werden und so den anderen ihren Platz auf dem Acker einräumen. Nach 4—5 Jahren hat sich die mit mehreren Hunderten angefangene Serie auf eine einzelne oder einige wenige Neuheiten eingeengt, und nur diese werden schliesslich in die Grosscultur eingeführt.

Für die Theorie ist es nun von höchster Wichtigkeit, dass die gewöhnlichen Getreidesorten nicht nur Gemische von unter sich verschiedenen elementaren Arten sind, wie ja seit Le Couteur und Sherriff bekannt war, sondern dass sie jede aus mehreren Hunderten von Einzeltypen bestehen. Der Reichthum an Formen ist ein erstaunlicher. Wohl für jedes Bedürfniss der Praxis ist die entsprechende Varietät thatsächlich vorhanden, man braucht sie nur aufzusuchen und zu isoliren. So vollständig ist die Reihe der nach diesem Principe möglichen Verbesserungen, dass gar kein Grund vorliegt, sich noch um andere Arbeitsmethoden zu kümmern. Durch Bastardirung mögen gelegentlich gute Neuheiten erzielt, und durch intraspecifische Selection mögen locale Rassen erzeugt worden sein, aber die Aussichten fallen gegenüber der Leistungsfähigkeit des neuen Nilsson'schen Principes vollständig weg.

Selbstverständlich sind die üblichen Varietäten keine gleichmässigen Gemische. Je nach den Sorgen, welche ihrer Reinerhaltung gewidmet werden, bestehen sie in der Hauptsache aus einem oder einigen wenigen Typen. Die zahlreichen Nebenformen sind nur in wenigen Exemplaren vertreten, oft ein oder einige Procente, oft viel weniger erreichend. Die Mutterpflanze der jetzt in Mittelschweden vorherrschend cultivirten Primusgerste ist in dieser Weise aus Hunderttausenden von untersuchten Pflanzen ausgewählt worden.

Es würde mich zu weit führen, hier die Methode in ihren Einzelheiten auszumalen. Das Princip scheint mir durchaus klar zu sein, und die praktische Leistungsfähigkeit wird von den Fachmännern überall anerkannt. Wir können uns somit jetzt zu der Betrachtung der älteren Selectionsmethode wenden. Dass ich solches erst in zweiter Linie tue, hat nur den Zweck, sie sogleich einer eingehenden Kritik auf Grund des Svalöfer Principes unterwerfen zu können.

Ich wähle als Beispiel die Entstehung des Schlanstedter Roggens. Die Geschichte dieser, von Dr. Wilhelm Rimpau in Schlanstedt gezüchteten und jetzt in Nord-Deutschland sowie in den nördlichen Theilen Frankreichs allgemein verbreiteten Rasse ist unter allen neueren Getreidezüchtungen wohl die am gründlichsten bekannte. Sie eignet sich deshalb sehr zu einer eingehenden Kritik. Persönlich habe ich die Gelegenheit gehabt, in den Jahren 1876

und 1877 den Versuch auf der Domäne meines Freundes Rimpau zu studiren, und auch später habe ich seinem Fortschritt im brieflichen Verkehr folgen können. Die ausführlichste Darstellung hat bekanntlich Dr. Kurt von Rümker in seiner „Anleitung zur Getreidezüchtung“ gegeben.

Bevor ich zu einer eingehenden Besprechung schreite, muss hervorgehoben werden, dass meine Kritik nur der Anwendung dieses und ähnlicher Versuche auf die Theorie von der Entstehung der Arten in der Natur durch allmähliche Selection gilt. Die landwirthschaftliche Bedeutung des Rimpau'schen Verfahrens geht ohne weiteres aus der allgemeinen Anerkennung und dem Anbau seiner Rasse im Grossen hervor. Die Svalöfer Methode halte ich allerdings für bei weitem besser, doch ist sie um 20 Jahre jünger, und die Beurtheilung hat damit selbstverständlich Rechnung zu halten.

Auf der anderen Seite darf Rimpau's Züchtung als ein Muster des in Deutschland allgemein befolgten Verfahrens betrachtet werden, und wenn es mir somit gelingt zu zeigen, dass sie die Theorie der allmählichen Artumwandlung keineswegs stützt, so folgt daraus, dass auch den übrigen Zuchtversuchen mit landwirthschaftlichen Pflanzen eine solche theoretische Bedeutung nicht zukommt. Damit würde eine der wesentlichsten Stützen, und wohl die letzte angeblich experimentelle, für diese Ansicht wegfallen. Damit würde zu gleicher Zeit von neuem ein Beweis gegeben sein, wie vorsichtig man mit der Anwendung der Erfahrungen der Praktiker in wissenschaftlichen Fragen zu sein hat.

Als ich im Jahre 1876 Rimpau besuchte, wuchs die Elite seiner Rasse auf einem kleinen Feldchen, das ringsherum von anderen Culturen mit Ausnahme aller Getreidearten umgeben war, übrigens sich aber inmitten seiner Aecker, auf demselben Boden und in gleicher Lage befand. Das grosse viereckige Feld, dessen Mitte die Elite einnahm, war auf allen Seiten von einem hohen und dichten Haine von Gebüsch umringt. Sowohl dieser Zaun wie jene Entfernung hatten den Zweck, jeder zufälligen Uebertragung fremden Blüthenstaubes vorzubeugen.

Die Düngung des Feldchens und die Behandlung seines Bestandes waren dieselben wie bei der Grosscultur. Es gehörte das zum Princip, da die Selection unter genau denselben äusseren Bedingungen stattfinden sollte, denen die Rasse späterhin ausgesetzt sein würde.

Rimpau hatte seinen Versuch im Jahre 1867 angefangen. Im Sommer dieses Jahres hatte er auf allen seinen Roggenfeldern, zur Zeit der Reife, sich nach den besten Aehren umgesehen. Er brachte

davon eine kleine Sammlung nach Hause, prüfte und sortirte die einzelnen Aehren abermals, und als er sich von der Vorzüglichkeit seines Materiales überzeugt hatte, machte er es zum Ausgangspunkt seiner ganzen späteren Rasse. Er mischte dazu die Körner der einzelnen Aehren und säte sie auf dem beschriebenen Feldchen aus.

Dieser Anfang aus einer bedeutenden Menge einzelner ausgewählter Aehren halte ich für einen ganz bestimmten Zweck. Jede Aehre entstammt einer anderen Pflanze, die meisten unter ihnen verschiedenen Feldern und Theilen seiner Domäne, alle gehörten sie aber derselben, damals von ihm cultivirten Sorte an. Sie waren in einer bestimmten Richtung die vorzüglichsten Repräsentanten dieser Varietät. Sie waren besonders nach Länge und Stärke der Aehren, sowie nach Zahl und Grösse der Körner ausgewählt, und diese Merkmale gehören noch jetzt zu den auffallendsten der Rasse. Rimpau war sich aber darüber klar, dass er bei seiner Selection einerseits auf möglichst zahlreiche Eigenschaften zu achten hatte, andererseits aber doch bei weitem nicht alle wahrnehmen und berücksichtigen konnte. Um nun nicht durch eine zufällige falsche Auswahl dieser unbeachteten Eigenschaften vielleicht mehr zu verlieren als er durch die Selection der übrigen gewinnen würde, folgte er der bereits erwähnten Vorschrift, jene durch Mischung zahlreicher Individuen im mittleren Zustande zu erhalten, sie also so bleiben zu lassen, wie sie in der gewöhnlichen Sorte vorhanden waren. Aus diesem Grunde hat er nicht nur im ersten Jahre, sondern auch in allen folgenden Generationen eine gewisse Anzahl von Aehren von verschiedenen Individuen seiner Elite ausgewählt und ihre Körner für das nächste Jahr gemischt ausgesät.

Eine besondere Sorge hat Rimpau dem Ausschlusse aller solcher Exemplare gewidmet, welche durch specielle und deutlich erkenntliche äussere Bedingungen bevorzugt waren. Denn sie konnten dadurch reichere Aehren erhalten haben, ohne dass diese eine Anweisung entsprechender innerlicher Anlagen wären. Die Aehren des Randes wurden somit vernachlässigt, ebenso die Pflanzen, welche durch Ausfall eines Nachbars einen verhältnissmässig zu weiten Stand gehabt hatten.

Jedes Jahr wurde genau nach denselben Principien gehandelt und dasselbe ideale Vorbild bei der Selection als Richtschnur festgehalten. Rimpau meinte, dass diese Constanz in der Züchtung eine der wesentlichsten Bedingungen des Erfolges war.

Nach einigen Jahren war ein Fortschritt deutlich bemerklich, und die Ernte des Elitefeldchens wurde dementsprechend in drei

Theile getheilt. Einerseits wurden die ersten Aehren in genügender Menge zur Fortsetzung der Stammcultur ausgewählt. Andererseits wurde alles Untaugliche weggeworfen. Der Rest aber wurde auf einem benachbarten Acker zur Vermehrung ausgesät, um das Saatgut zuerst für einen Theil, bald aber für sämtliche Roggenfelder der Domäne zu liefern. In dieser Weise konnte Rimpau seine ganze Ernte auf Grund seines Selectionsversuches allmählich bedeutend steigern. Er brauchte jedesmal 3—4 Jahre, um die Ernte der Elite soweit zu vermehren, dass sie alles erforderliche Saatgut liefern konnte.

Inzwischen wurde die Selection alljährlich in derselben Richtung fortgesetzt, und der Fortschritt der Rasse wurde immer bedeutender. Nach 20 Jahren war der Ruf seines Roggens soweit gestiegen, dass er allmählich die ganze Ernte seiner Domäne als Saatgut verkaufen konnte, wodurch sein Gewinn ein ganz erheblicher wurde. Wie bereits bemerkt, fand der Schlanstedter Roggen im Norden Frankreichs und Deutschlands immer zunehmenden Absatz, für die südlicheren Climate stellte er sich aber nicht als empfehlenswerth heraus. Soviel mir bekannt, hat Rimpau die Selection bis zu seinem Tode in dem gleichen Sinne fortgesetzt. Der Versuch umfasst also im ganzen etwa 35 Jahre.

Wir gelangen jetzt zu der Besprechung einer anderen Frage, welche gleichfalls für die Anwendbarkeit solcher Züchtungen auf theoretische Probleme von grösster Bedeutung ist. Ist die Rasse, nach so langer Selection, am Ende eine constante, von der weiteren Auswahl unabhängig geworden, oder schlägt sie allmählich in die landesübliche Form zurück, sobald die Selection aufhört. Rimpau war bekanntlich der letzteren Meinung und an seine Ansicht habe ich mich bei der Darstellung dieser Methode in meinem Werke über die *Mutationstheorie* angeschlossen.

Hier stossen wir aber auf eine Schwierigkeit. Das Interesse des Landwirthes an dieser Ansicht ist ein ganz erhebliches. Denn ist eine selectirte Rasse constant und von der Elite unabhängig, so kann ein jeder sie mit Vortheil vermehren, schlägt sie aber in eine minderwerthige Form zurück, so bleibt der Verkauf des Saatgutes ganz oder doch nahezu ganz in den Händen des Urhebers. Folgen die Landwirthe der ersteren Ansicht, so produciren sie ihr Saatgut selbst, folgen sie der letzteren, so müssen sie es theuer bezahlen. Ueber dieses Interesse orientirt man sich am leichtesten durch die Lectüre der oben citirten Graf-Arnim'schen Preisliste. Es ist klar, dass die wissenschaftliche Discussion auf diese Punkte keine Rücksicht zu nehmen hat.

Thatsache ist es, dass die selectirten Getreidesorten bei der Cultur im Grossen allmählich an Güte verlieren und dass somit der Ankauf von Originalsaatgut immer empfohlen werden muss. Auf der anderen Seite aber sind mannigfache Bedenken gegen die gewöhnliche Erklärung dieses Rückschrittes erhoben worden. Man behauptet, dass die Rassen an sich constant seien, aber durch Vermischung zurückgehen. Unter den Ursachen dieses Processes seien Beimischung fremder Saatkörner und Kreuzung mit den benachbarten landesüblichen Sorten die bedeutendsten. Rimpau selbst hat durch Versuche gezeigt, dass geringfügige Verunreinigungen dieser Art sich so stark vermehren können, dass sie in wenigen Jahren nahezu die ganze verbesserte Rasse ersetzen können. Sie werden dazu durch ihre geringeren Ansprüche und ihre grössere Widerstandsfähigkeit in den Stand gesetzt. Schribaux behauptet speciell vom Schlanstedter Roggen, dass er in Frankreich genau ebensogut vermehrt werden kann wie zu Schlanstedt, wenn man nur diese Ursachen der Verunreinigung ausschliesst.

Die Anhänger der Theorie der allmählichen Umwandlung der Arten berufen sich auf diesen Erfolg der landwirthschaftlichen Selection. Genau so wie diese am Ende constante Rassen liefert, welche später von der Auswahl unabhängig sind und nicht mehr zurückschlagen, sollen auch in der Natur die constanten und scharf getrennten Arten anfangs durch allmähliche natürliche Auslese entstanden sein.

Dieser Ansicht entreissen nun die oben skizzirten Nilsson'schen Versuche den Boden gänzlich. Wir wollen deshalb die Rimpau'sche Cultur von diesem Gesichtspunkte aus einer Kritik unterwerfen.

Nilsson fand, wie wir gesehen haben, dass die üblichen Varietäten von Getreide, mit Einschluss des Roggens, keineswegs einförmig sind, wie man damals allgemein glaubte, sondern aus Hunderten von Einzeltypen zusammengesetzt sind. Er entdeckte die Methode, diese zu isoliren und auf ihren landwirthschaftlichen Werth zu prüfen. Er fand, dass die abwechselnden Aehren, welche man auf den Aeckern auslesen kann, bei Einzelaussaat constante und wohl unterschiedene Rassen geben. Er beobachtete ferner, dass der anfänglichen Wahl stets Unsicherheiten ankleben, denen zufolge anscheinend gleiche Aehren, wenn von verschiedenen Individuen gepflückt, oft sehr verschiedene Rassen erzeugen.

Wenden wir diese Erfahrungen auf Rimpau's anfängliche Wahl an. Er suchte die abweichenden Aehren seiner Felder zusammen. Allerdings wählte er sie nach einem und demselben idealen Vorbilde,

aber er kannte die erst viel später von Nilsson entdeckten Unterschiedsmerkmale noch nicht. Seine Auslese muss also, trotzdem sie anscheinend ein gleichmässiges Material lieferte, doch thatsächlich ein buntes Gemisch gewesen sein. Aus diesem Gemische wählte er jährlich nach demselben Ideale aus, mit dem Erfolge, dass er sich seinem Vorbilde allmählich mehr näherte.

Gibt man diese Auffassung seiner anfänglichen Auswahl zu, so folgt alles übrige von selbst. Seine jährliche Selection musste langsam aber sicher aus dem Gemisch alles entfernen, was seinem Ideale weniger genau entsprach, bis er schliesslich nur eine einzelne elementare Art übrig behielt. Sobald das erreicht wurde, war aber seine Rasse constant geworden, sie konnte durch weitere Selection nicht in nennenswerther Weise verbessert werden und war auch, beim Verkauf im Grossen, frei von jeder inneren Ursache des Rückschrittes. Denn diese Ursachen lagen bis dahin nur in ihrer gemischten Natur, welche bei veränderten Bedingungen selbstverständlich sofort die gegenseitige Menge der Bestandtheile ändern würde.

Wir dürfen ferner hieraus das Folgende ableiten. Hätte Rimpau im Jahre 1867 unsere jetzigen Kenntnisse der Variabilität der Getreidearten zu seiner Verfügung gehabt, so hätte er wahrscheinlich seine Anfangsähren genau so ausgewählt, wie er es gethan hat, er hätte aber ihre Körner für jede einzelne Aehre getrennt ausgesät. Er hätte dann im nächsten Jahre die so erhaltenen Eliten miteinander und mit seinem idealen Vorbilde verglichen und sofort gefunden, dass eine dem letzteren besser entsprach als alle übrigen. Diese letzteren würde er dann ohne weiteres ausgemerzt und nur von der einen besten seine Cultur fortgesetzt haben; er würde dann auch die Rasse sofort constant gefunden haben. Oder mit anderen Worten, er hätte genau dieselbe Rasse, welche jetzt den Namen seiner Domäne berühmt macht, mittelst einer einzigen Wahl isolirt und sie in wenigen Jahren ohne weitere Selection derart vermehrt, dass er sie in den Handel bringen könnte. Er hätte nicht 20—25, sondern nur vier oder fünf Jahre gebraucht, um genau dasselbe Ziel zu erreichen.

Es bedarf wohl keiner weiteren Ausführung, dass diese, auf Grund der Nilsson'schen Erfahrungen gegebene Kritik der Methode der langsamen Verbesserung der Culturpflanzen, der Ansicht von der entsprechenden langsamen Umbildung der Arten ihre wichtigste Stütze entreisst.

(Biolog. Centralblatt, Bd. XXVI, 1906, S. 385.)

DIE NEUZÜCHTUNGEN LUTHER BURBANK's.

Die bedeutenden Errungenschaften des Californischen Züchters Luther Burbank, namentlich auf dem Gebiete der Obstcultur, erregen seit Jahren in Amerika ein lebhaftes Interesse. In der letzten Zeit wird auch die Aufmerksamkeit der europäischen Gärtner immer mehr auf ihn gelenkt, und auch in wissenschaftlichen Kreisen erwecken seine Resultate Bewunderung. Die Beziehungen, welche die Entstehung von gärtnerischen Neuheiten zu der Theorie der Artbildung aufweist, sind wohl eine der wesentlichsten Ursachen, weshalb eine genauere Bekanntschaft mit Burbank's Arbeiten für den Biologen von Bedeutung sein dürfte.

Das „Agricultural Department" in Washington hat eine offizielle Berechnung wenigstens für eine der Leistungen Burbank's veröffentlicht. Es theilte mit, dass die Züchtung der nach ihm benannten und von ihm gewonnenen Kartoffelsorte den Ertrag der Kartoffelernte in den Vereinigten Staaten um etwa 17 000 000 Dollars jährlich erhöht hat. Diese Zahl dürfte ausreichen, um dem Laien eine Einsicht in die Grösse der Interessen zu geben, welche hier im Spiel sind.

Aehnliche Verdienste hat sich Burbank in der Obstcultur erworben, und namentlich sind es die Pflaumen, welche von ihm in zahlreichen Varietäten derart verbessert worden sind, dass die landesüblichen Sorten allmählich überall von seinen Neuheiten verdrängt werden. Die Maynard-Pflaume und die „Alhambra" gehören zu den bekanntesten.

Im Sommer des Jahres 1904 hatte ich die Gelegenheit, Burbank zweimal zu besuchen und unter seiner Leitung seine Culturen sowohl in Santa Rosa, wo er wohnt, als auch in Sebastopol zu studiren. Auf dem letzteren Gute, das etwa zwei Stunden von Santa Rosa entfernt liegt, findet man die älteren und umfangreicheren Gruppen, während die jüngeren und noch kleineren Stämme, welche aber mehr Aufsicht bedürfen, sich im Garten hinter seinem Hause befinden.

Es ist sehr wichtig, sich darüber klar zu werden, was man bei einem solchen Besuche zu sehen bekommt. Die fertigen Varietäten und Kreuzungsproducte sieht man selbstverständlich nicht, sie sind bereits längst verkauft und dem Handel übergeben worden. Der Verkauf einer Neuheit schliesst das Alleinrecht auf Weiterzüchtung in

sich ein, und somit giebt der Züchter dabei alles von der neuen Varietät ab, was er in seiner Cultur hat. Ebenso bekommt man keine, oder nur eine sehr oberflächliche Ansicht über die Bedeutung, welche diese Neuheiten für den Handel und die Grosscultur schliesslich gewonnen haben. Dazu wäre das Studium der jährlichen officiellen statistischen Angaben erforderlich. Früher hat Burbank allerdings manche seiner Neuheiten selbst vermehrt und die Bäumchen oder Pflanzen einzeln oder in kleineren Mengen verkauft. Diese Branche ist zwar eintragsreicher und namentlich zuverlässiger als die Neuzüchtung selbst, doch entspricht sie seiner Natur weniger, und deshalb hat er sie aufgegeben, sobald die financiellen Resultate seiner Hauptbeschäftigung ihm dieses erlaubten. Ganz im Anfang, vor etwa 30 Jahren, hatte er eine gewöhnliche Gärtnerei zur Vermehrung und zum Verkauf von Obstbäumen und Blüthenpflanzen. Diese hat er aber nur benutzt um das erforderliche Capital zu seinen eigentlichen Studien herbeizuschaffen, und dann aufgegeben.

Fertige Varietäten sieht man demnach jetzt auf seinen Gütern nicht, mit Ausnahme der wenigen, welche grade für den Verkauf bereit sind. Was man sieht, sind also nur die Vorbereitungen für spätere Neuheiten, aber grade dieser Charakter seiner Culturen macht den Besuch für den Botaniker besonders werthvoll.

Die Züge, welche Burbank im wesentlichen von den meisten Züchtern unterscheiden, welche ich in Europa besucht habe, sind die grosse Anzahl der Gattungen, welche er gleichzeitig bearbeitet, und der grossartige Maassstab, in welchem er die Versuche für jede einzelne Gruppe vornimmt. Die meisten übrigen hervorragenden Gärtner sind in erster Linie Handelsgärtner, die Production von Samen und Zwiebeln, von Wurzelstöcken und Stechlingen, oder von ganzen Pflanzen und jungen Bäumchen ist ihnen die Hauptsache, die Erzeugung von Neuheiten ist eine mit grösserer oder geringerer Vorliebe betriebene Nebensache. Burbank widmet sich ganz seinen Selectionen und Kreuzungen, eigentliche Vermehrung betreibt er nicht mehr. Dazu kommt, dass er in der Wahl seiner Versuche sich hauptsächlich von gewissen Idealen und nur nebenbei von Handelsinteressen leiten lässt. Es liegt ihm daran vorzügliche Producte für bestimmte Zwecke zu erzeugen, ob sie ihm aber Geld einbringen, ist ihm gleichgültig, vorausgesetzt, dass der Ertrag schliesslich die Kosten deckt.

Seine Ideale gehen theilweise im allgemeinen auf Hebung der Obst- und Blumencultur aus, grossentheils aber speciell auf die Gewinnung von Varietäten, welche mit einem trockenen Boden zu-

frieden sind und dadurch grosse bis jetzt unbebaute Gegenden des halbdürren Westen für die Bebauung zugänglich machen können. Darauf zielen namentlich seine Cactuszüchtungen und seine Kreuzungen der Pflaumen mit *Prunus maritima*. In Bezug auf Blumen strebt er nach harten und billigen und dennoch sehr schönen Varietäten, damit überall die Gärten auch der ärmeren Volksklassen das ganze Jahr hindurch in üppiger Farbenpracht prangen können.

Selbstverständlich habe ich mich hier auf die wissenschaftliche Seite seiner Versuche zu beschränken. Dabei dürfte es sich empfehlen, gewisse allgemeine Gesichtspunkte vorauszuschicken, zu denen ich durch meine Besuche bei mehreren der hervorragendsten Züchter gelangt bin. Im allgemeinen hat man sehr vorsichtig zu sein, wenn man die Erfahrungen der Praktiker für die Begründung wissenschaftlicher Behauptungen benutzen will. Die Praktiker arbeiten nicht im Interesse der Wissenschaft, und die Anforderungen ihrer Culturen sind damit oft gerade direct im Widerspruch. Jedermann weiss, dass Darwin mit grösstem Erfolg die Erfahrungen der Züchter für seine Theorie verwerthet hat. Aber wohl ebenso bekannt ist es, dass diese für ihn nur in ihren grossen Zügen zu wesentlichen Stützen geworden sind, während sie ihn im einzelnen vielfach entweder im Stiche liessen oder gradezu auf Irrwege führten.

Es liegt dieses einfach daran, dass der Praktiker nur Interesse hat an dem, was er zu Stande bringt, nicht aber daran, wie er es erreicht. Er hat somit allen Möglichkeiten die Thüre soweit wie möglich offen zu halten, ohne zu beachten, was dadurch hereinkommt. Grade im Gegentheil hat man bei wissenschaftlichen Versuchen alle fremden Möglichkeiten, so gut wie es geht, auszuschliessen, aber es ist klar, dass man dadurch seine Aussichten ganz bedeutend einengt. Die Bedeutung dieser Behauptung wird am leichtesten klar bei der Vergleichung praktischer und wissenschaftlicher Kreuzungen. Bei den letzteren wird der Vaterpflanze ebenso genaue Aufmerksamkeit gewidmet als der Mutter, und der Zutritt fremden Pollens wird aufs sorgfältigste verhütet. Die Beziehung des Bastardes zu beiden Eltern soll über jeden Zweifel erhoben sein. Grade umgekehrt bei praktischen Kreuzungen. Burbank castrirt seine Blüthen kurze Zeit bevor sie sich öffnen, mittelst eines Kreisschnittes, der Krone und Staubfäden entfernt. Den Pollen der Vaterpflanze hat er auf einem Uhrglase gesammelt und mitgebracht; ein Theil wird sofort nach dem Castriren mit dem Finger auf die noch unreife Narbe gebracht. Darauf wird die Blüthe ohne jede Umhüllung sich selbst überlassen.

Diese Methode genügt um in weitaus den meisten Fällen die Kreuzung zu sichern, sie schliesst aber die Möglichkeit nicht aus, dass von Zeit zu Zeit Insekten anderen Blüthenstaub auf die Narben bringen. Der Erfolg solcher unbeachteten, seltenen Kreuzungen ist nun folgender: Sind ihre Bastarde weniger tauglich als die gewünschten, so werden sie in der nächsten Generation bei der Selection ausgemerzt und schaden weiter nicht. Offenbar erfordert dieses viel weniger Arbeit und namentlich viel weniger Genauigkeit als eine Einhüllung der Blüthen verlangen würde. Die Methode ist also auf dieser Seite einfach und zweckmässig. Es kann aber auch vorkommen, dass unter den zahlreichen Varietäten der nämlichen Art, die zusammen für die Kreuzungen cultivirt werden, einzelne bessere Bastarde geben als vermuthet wurde. Kommt ihr Staub nun zufällig auf die Narben der castrirten Blüthe, so werden in der nächsten Generation die betreffenden Hybriden ganz gewiss ausgewählt und beibehalten werden. Hieraus ergiebt sich, dass die offene Thür dem Züchter gewisse Aussichten auf besseren Erfolg eröffnet und somit durchaus empfehlenswerth ist. Für den Botaniker ergiebt sich aber, dass der Bastard unter einem falschen Namen beschrieben wird, denn er hat einen unbekannten Vater und nicht den angeblichen.

Diese Sachlage ist nun eine ganz normale. Die Mütter der Bastarde sind bekannt, über die Väter ist in schwierigen Fällen meist ein Zweifel gestattet. Als Beispiel führe ich an, dass Beddinghaus, der die ersten Kreuzungen von *Gladiolus* ausführte, als Mutter seiner Hybriden *G. psittacinus* und als Vater *G. cardinalis* nennt. Spätere Gärtner fanden dieselbe Kreuzung aber steril und behaupten, dass der betreffende Bastard, der jetzt allgemein als *G. gandaviensis* bekannt ist, von *G. psittacinus* und *G. oppositiflorus* abstammt. Die gärtnerischen Stammbäume dürfen also für wissenschaftliche Zwecke nur mit Vorsicht benützt werden. Ich habe mehrfach gesehen, wie der Staub der verschiedensten Varietäten auf die Blüthen desselben Schirmes oder derselben Traube gebracht wurde, und es fällt wohl keinem Züchter ein, die einzelnen Kreuzungen dabei getrennt zu halten.

Dieser Art des Verfahrens entsprechen die Notizen und Tagebücher. Oft geben sie die Mütter genau, die Väter nur andeutungsweise an, oder greifen aus der Menge der Pollenpflanzen eine oder zwei heraus. Sie werden meist nur im Interesse der Handelscataloge gehalten, und sind dementsprechend kurz.

Burbank züchtet fast ausschliesslich Neuheiten mit vegetativer

Vermehrung. Von Samenpflanzen hat er nur ganz vereinzelte. Daraus geht hervor, dass die Erblichkeit der Charaktere oder ihrer Combinationen, durch Samen, für ihn keine Bedeutung hat. Ob irgendeine Abweichung durch Mutation oder durch fluctuirende Variation entstanden ist, ist ihm durchaus gleichgültig; auch gelten ihm die extremen Varianten der letzteren ebensoviel wie die scharf getrennten elementaren Arten. Variabilität ist ihm die Hauptsache, da sie das Material zu seinen Selectionen liefert, welcher Art sie aber ist, ist gleichgültig.

Genau so ist es bei den Bastarden. Man kreuzt theilweise mit dem Zwecke, bestimmte Eigenschaften aus zwei getrennten Formen in eine einzige zusammenzubringen, oder wie es heisst, um die Vorzüge einer Art auf eine andere zu übertragen. Theilweise kreuzt man einfach, um die Variabilität zu erhöhen und so ein ausgedehnteres Material für die Selectionen herbeizuschaffen. Wie dann die Variabilität erhöht wird, ist wiederum gleichgültig. Die Gesetze der Bastarde und die durch Kreuzungen bewirkten Spaltungen und Combinationen von Eigenschaften sind jetzt ein Hauptgegenstand des wissenschaftlichen Interesses, der Praktiker zielt aber nur auf möglichste Variabilität hin, und auch unter seinen Hybriden sind die Aeusserungen der fluctuirenden Veränderlichkeit für ihn gleichwerthig mit den übrigen. Ihm liegt am meisten daran, die Merkmale möglichst vieler Arten, sechs oder häufig acht und vielleicht mehr, so durcheinander zu arbeiten, dass ein unerschöpfliches Chaos von Combinationen entsteht. Daraus kann er dann das Beste wählen, ohne sich über den Ursprung jeder einzelnen Verbindung zu quälen.

In grossen Zügen und in einzelnen klaren Fällen enthalten die Versuche Burbank's für den Botaniker wichtige Erfahrungen, die meisten Angaben dürfen aber nur mit Rücksicht auf die vorhergehenden Bemerkungen verwandt werden.

Aus diesem Grunde werde ich zuerst einige specielle Beispiele auswählen, um nachher das Princip der Methode: die Erhöhung der Variabilität durch Kreuzung im Interesse einer Selection aus möglichst reichhaltigem Materiale, näher zu beleuchten.

Einige wenige Versuche beruhen nur auf Selection, ohne vorhergehende Kreuzung. Oder die Vorbereitungen sind noch nicht so weit gekommen, dass jetzt schon Kreuzungen mit Vortheil ausgeführt werden könnten. In den mir bekannt gewordenen Fällen scheint es dabei jedesmal unsicher zu sein, ob die Wahl zwischen elementaren Arten oder zwischen den Fluctuationen eines einzelnen Typus stattfindet. Darüber, dass die von ihm cultivirten Arten

reich an Unterarten sind, ist Burbank durchaus orientirt, sowohl in Bezug auf Culturpflanzen als auf die wildwachsenden Arten, von denen er manche mit Vorliebe züchtet. Es ist ihm wohl bekannt, dass in verschiedenen Gegenden Californiens die wilden Arten Differenzen aufweisen, welche mit Vortheil zu verwerten sind. Er bringt daher diese Sorten von möglichst vielen Localitäten zusammen, um sie zunächst vergleichend zu prüfen und nachher die besten miteinander zu kreuzen. Da es sich aber am Schlusse doch nur um Producte mit rein vegetativer Vermehrung handelt, sind ihm die Extreme der fluctuirenden Variabilität ebenso willkommen wie die constanten elementaren Typen, und geben seine Notizen über diese Frage somit keinen Aufschluss.

Einige Beispiele mögen erwähnt werden. Die japanische Quitte oder Loquat (*Eryobotrya japonica*) hat er in grossem Umfange ausgesät, schliesslich aber nur zwei Bäume beibehalten. Ich sah sie schwer beladen mit den herrlichen, duftenden Früchten. Der eine Baum war die gewöhnliche Form, der andere aber ausgewählt als Träger der grössten und saftigsten Früchte. Die Früchte des einen waren so gross wie Kirschen, gelb, säuerlich und mit dünnem Fruchtfleisch um die grossen Steine herum. Die Früchte des anderen Baumes sahen aus wie kleine Birnen, grösser als Wallnüsse, und da ihr Kern unverändert geblieben war, besassen sie ein reichliches Fruchtfleisch. Dieses war von süssem Geschmack. Der Baum war reich verästelt und für den Verkauf fertig. Der Käufer wird ihn später ganz zu Topflingen zerschneiden, und so in kurzer Zeit eine grosse Menge von Bäumchen dem Handel übergeben können. Die blutrothe Johannisbeere (*Ribes sanguineum*) ist ein californischer Strauch, welcher in mehreren elementaren Arten in dieser Gegend vorgefunden wird. Bei uns ist sie nur ein Zierstrauch; aber einige ihrer Unterarten setzen reichlich Frucht an. Diese unterscheiden sich durch die Grösse der Trauben und der einzelnen Beeren, sowie im Grade der Winterhärte. Ich sah eine lange Reihe von Sträuchern schwer mit Früchten beladen, und obgleich diese noch nicht so saftig waren als gewöhnliche Johannisbeeren, so überragten mehrere doch die bei uns reifenden Früchte von *Ribes sanguineum* weit und zeichneten sich dabei durch ein eigenes kräftiges Aroma aus. Frühreife Sorten wurden von Burbank bevorzugt, sowie auch die ertragsreiche klebrige Varietät (*R. s. glutinosum*). Die ganze, aus gemischten Samen gewonnene Gruppe war im höchsten Grade variabel. In derselben Weise versucht Burbank die schönen gelben Beeren der californischen Arten von *Elaeagnus* zu einer neuen essbaren Frucht zu machen.

Ein letztes Beispiel liefert die Zucht von Brombeeren ohne Stacheln. Ich sah davon eine lange Reihe mit vielen Hunderten von stachellosen Pflanzen. Woher die Samen stammten, weiss ich nicht, aber in hölzernen Kästen stand die Saat, welche in Bezug auf Stacheln den grösstmöglichen Grad von Variabilität aufwies. Jedesmal wurden die bewaffneten Keimlinge ausgemerzt und die unbewaffneten ausgepflanzt, und von diesen war selbstverständlich die Mehrzahl auch im späteren Leben ohne Stacheln. Nachher sollten sie nach den Früchten sortirt und die besten unter ihnen als stachellose Varietäten der entsprechenden Sorten in den Handel gebracht werden.

Eine zweite Gruppe von wichtigen Ergebnissen bilden die constanten und somit durch Samen vermehrbaren Bastardrassen. Sie bieten dem Züchter kein gewünschtes Material, sind aber für den Botaniker um so wichtiger. Sie scheinen im Ganzen und Grossen selten zu sein, und neben den von Kerner beschriebenen wildwachsenden Typen sind nur eine geringe Anzahl künstlicher, constanter Hybriden bekannt. Ich führe nur die Gattung *Anemone* an, von der Janczewski einige derartige Fälle beschrieben hat. Zwei solche Rassen hat Burbank in der Gattung *Rubus* erhalten, und zwar durch die Kreuzung wildwachsender constanter Arten. Er kreuzte die californische „Dewberry" (*Rubus californicus*) mit der sibirischen „Raspberry" (*Rubus sibiricus*). Die erstere ist eine kleine Art von Brombeeren, während die letztere mit den Himbeeren verwandt ist. Beide haben aber unbedeutende Früchte und in dieser Hinsicht überragt der Bastard seine beiden Eltern so weit, dass er eine gute Handelssorte geworden ist. Er ist unter dem Namen „*Primus-berry*" eingeführt worden. Eine ähnliche Abstammung hat eine andere von Burbank erhaltene Bastardrasse, welche jetzt als „*Phenomenal-berry*" verkauft wird. Beide sind bei Aussaat constant[1]).

Eine dritte Gruppe von Thatsachen bezieht sich auf die Frage, ob durch Kreuzungen nicht nur neue Combinationen, sondern gelegentlich auch ganz neue Eigenschaften entstehen. Die Reclame vieler Züchter behauptet bekanntlich das letztere. Burbank aber versicherte mir, dass in seiner ausgedehnten Erfahrung ein solcher Fall nicht vorgekommen sei. Ueber die einzelnen Fälle, welche in

1) In der Praxis bedeutet aber „constant" sehr oft nur, dass unter den Nachkommen eine genügende Anzahl den Eltern gleicht, um nach Selektion die Rasse rein zu erhalten. Zwischen Atavismus nnd Vicinismus wird bekanntlich meist nicht unterschieden.

seinen Catalogen für eine solche Annahme zu sprechen schienen, habe ich ihn dann gebeten, mir seine Erfahrung mitzutheilen. Es kommt stets darauf hinaus, dass er die neue Eigenschaft in irgendeiner wildwachsenden oder in der Cultur vergessenen Form entdeckt und sie dann auf seine Rasse übertragen hat. Genau so verhält es sich ja auch in den älteren, ausreichend bekannten Fällen. Lemoine in Nancy hat sehr zahlreiche gefüllte Fliedern durch Kreuzung erhalten, aber nur dadurch, dass er anfangs einen Baum *Syringa azurea plena* gekauft und zu seinen Versuchen benutzt hat. Die Anzahl der durch Kreuzung entstandenen Cactus-Georginen ist eine ausserordentlich grosse, alle verdanken sie aber das betreffende Merkmal einer einzigen aus Mexiko eingeführten Pflanze. Die Kunst des Gärtners ist es, solche vielversprechende Ausgangspunkte ausfindig zu machen. Burbank erhielt durch Kreuzung eine Reihe von Varietäten von weissen Brombeeren, „*white blackberries*“, wie es im Englischen heisst; ihre Früchte waren gross, saftig und süss und die Stauden reich tragend. Ihre weisse Farbe erhielten sie aber von einer weissen Varietät der californischen Brombeere, welche zwar selten ist, aber doch hier und dort im Freien vorkommt. Von *Heuchera micrantha*, einer kleinblüthigen Art der Wälder hat Burbank irgendwo in Californien eine *varietas crispa* aufgefunden, und jetzt kreuzt er diese mit der *H. sanguinea*, der bekannten rothblüthigen Art unserer Gärten. Die grossblumigen Cultursorten von *Canna* sucht er durch Kreuzung mit *Canna flaccida* zu verbessern u. s. f. Wichtige Beispiele sind ferner sein stachelloser Cactus und seine steinlose Pflaume. Von beiden konnte ich die Culturen studiren, aber für den Handel sind sie noch nicht reif. Die erstere Art ist eine *Opuntia*, deren grosse Scheiben ganz unbewaffnet sind, eine nahezu 2 m hohe, reich verzweigte Staude. Man ist erstaunt, wenn man ohne irgend eine Unannehmlichkeit sich die Scheiben über die Wangen reibt. Der Verlust ist aber dennoch kein vollständiger und es gelang mir ganz vereinzelte Stacheln aufzufinden. Die Stacheln sind bei den Opuntien bekanntlich häufig von zweierlei Art, jede von beiden Arten kann gelegentlich fehlen, und es kommen auch Arten ohne Stacheln vor. Durch die Kreuzung dieser seltenen Formen mit den gewöhnlichen grossscheibigen Sorten wurde Burbank's stachelloser Cactus erhalten. Der Zweck dabei war, eine Pflanze zu züchten, welche in den dürren Wüsten Südcaliforniens auch ohne Irrigation eine Cultur ermöglichen würde, denn die Opuntien sind, abgesehen von den Stacheln, ein vorzügliches Viehfutter.

Pflaumen ohne Stein sind etwas sehr auffallendes. Ihr Same liegt nackt im Fruchtfleisch, höchstens findet man hier und dort noch einige winzige Ueberreste des Steinkerns vor. Man beisst ruhig durch das Fleisch und den Samen hindurch. Ohne Zweifel werden sie einmal eine sehr beliebte Verbesserung werden, sobald es gelungen sein wird, ihren Charakter mit dem der käuflichen Sorten zu verbinden. Augenblicklich sind sie zwar schmackhaft, aber noch klein. Die Bäume, welche ich bei Burbank sah, waren durch Kreuzung gewonnen. Auf meine Frage, wie er die betreffende Eigenschaft bekommen habe, antwortete er, dass vor längerer Zeit in Frankreich eine „*prune sans noyau*“ cultivirt worden sei. Sie wurde aber wegen ihrer unansehnlichen Früchte nahezu ganz vernachlässigt. Es sei ihm gelungen, einige Bäumchen zu kaufen, und mit diesen habe er seine Kreuzungen angefangen.

Diese Mittheilungen sind deshalb wichtig, weil sie uns den meist verborgenen Ursprung neuer Qualitäten bei züchterischen Kreuzungen kennen lehren und uns deshalb warnen, bei anderen Beispielen, wenn die betreffende Angabe fehlt, in unseren Voraussetzungen und Erklärungsversuchen vorsichtig zu sein.

Ich komme jetzt zu der letzten und grössten Gruppe der Burbank'schen Culturen, deren Princip darin beruht, dass er die Variabilität durch Kreuzungen soweit wie möglich zu steigern versucht, um aus den Tausenden von verschiedenen Individuen die besten auszuwählen. Wie die Kreuzung die Variabilität erhöht, ist eine Aufgabe für umfangreiche Untersuchungen. Der Züchter benützt dazu hauptsächlich zwei Wege, erstens die Kreuzung bereits stark variirender Sorten, oder doch einer solchen mit einer neu eingeführten constanten Art, und zweitens die Verbindung von mehr als zwei Eltern zu einer Bastardrasse. Ob das betreffende Variiren darin besteht, dass die Art reich an elementaren Arten ist, oder vielleicht mutirt oder fluctuirend variirt, oder ob der Formenreichthum von vorhergehenden Kreuzungen herrührt, ist ihm dabei selbstverständlich gleichgültig. Unter Bastardrasse versteht man in der Praxis meist die ganze Gruppe von durch zahllose einzelne Kreuzungen innerhalb eines Haupttypus nebeneinander erhaltenen Hybriden.

Zwei Punkte sind also von hervorragender Wichtigkeit, der Umfang der Versuche und die Auswahl der besten. Von Pflaumen wählt Burbank aus 300 000 Hybriden, welche in Gruppen auf grösseren Bäumen gepfropft sind. Es war ganz merkwürdig, jeden einzelnen Baum der grossen Bastarde 40—50 und mehr verschiedene

Arten von Früchten tragen zu sehen. Seine Brombeeren hat er aus 60 000 Hybriden ausgewählt, seine Rosen aus 15 000. Von *Lilium tigrinum*, dieser prachtvollen hohen, in Californien wildwachsenden Art, hat er über 100 000 Bastarde zum Blühen gebracht u. s. w. Es ist deutlich, dass unter solchen Zahlen die Aussicht auf einzelne ganz ausgezeichnete Varietäten eine ausreichend grosse ist. Um eine Vorstellung von diesen Zahlen zu geben, theile ich mit, dass die erwähnten 60 000 hybriden Brombeeren, nach Auswahl der allerbesten, in voller Frucht ausgerodet, auf einen Haufen gebracht und nach vorläufigem Trocknen verbrannt worden sind. Der Haufen war über 20 m lang und breit und nahezu 10 m hoch. In einigen Jahren hat er von verschiedenen Arten 10—15 solche Haufen verbrannt.

In der Auswahl zeigt sich aber erst wirklich das Genie des Züchters. Die Selection findet theils nach den direct wahrnehmbaren Eigenschaften, theils nach den correlativen Merkmalen statt. Es handelt sich aber darum, nicht nur beurtheilen zu können, ob eine Frucht beim Publicum als besser schmeckend Eingang finden wird, sondern gleichfalls um alle übrigen Eigenschaften. Sie muss ertragsreich sein, widerstandsfähig gegen Krankheiten, nicht zu anspruchsvoll und namentlich geeignet für die Verpackung und den Transport über grosse Entfernungen. Für alle diese Eigenschaften hat Burbank einen scharfen Blick, welcher einem Laien, wie mir, unverständlich, für seinen Erfolg aber durchaus entscheidend ist. Hätte ich an jenem Tage die vielen Hunderte von Arten von Pflaumen vergleichend beurtheilen müssen, ich wäre mit dem Kosten allein nicht fertig gekommen. Burbank aber erklärte mir, dass seine jahrelange Erfahrung mit einer kleinen Reihe von Hauptculturen ihn in den Stand gesetzt habe, seine Selectionen auszuführen. Für jede neue Gattung müsse er sich aber erst auf den betreffenden Punkten einüben.

Bisweilen giebt eine Kreuzung gar keine verwerthbaren Resultate. So erhielt er unter Tausenden von Samen von *Nicotiana*, nach Bestäubung mit *Petunia*, einen einzigen lebensfähigen Keim. Die betreffende Pflanze, welche er *Nicoltunia* nannte, war einjährig und steril und konnte nicht vegetativ vermehrt werden. Sie ging somit einfach zu Grunde. Auf die Narben einer Brombeere brachte er den Staub aller ihm zugänglichen Rosaceen und erhielt ein buntes Gemisch von Formen, unter denen aber nicht eine einzige die Mühe lohnte, beibehalten zu werden. *Papaver orientale* macht mit dem Staub von *P. somniferum* keine Samen, wohl aber die umgekehrte

Verbindung. Die Bastarde, welche ich sah, gehörten der zweiten Generation, nach theilweiser Befruchtung mit den Eltern an, sie waren sowohl in ihren Blättern als in ihrer Fruchtbarkeit im höchsten Grade variabel. Stark variabel waren auch die Bastarde anderer Arten derselben Gattung, sowie diejenigen von *Eschscholtzia californica*. Von *Aquilegia* hatte er eine Varietät ohne Spornen mit mehreren anderen Arten gekreuzt. Ob aus diesen und ähnlichen Versuchen etwas Werthvolles herauskommen wird, muss einstweilen der Zukunft überlassen bleiben.

Sehr wichtig ist es für Kreuzungen, die zu verbindenden Typen so zahlreich wie möglich zu sammeln, um dann aus dem vorhandenen Material sofort die am meisten versprechenden Formen für die Kreuzungen anzuwenden. Burbank zeigte mir den Anfang eines solchen Versuches. Von J. M. Thornburg & Co. in New York war eine neue Art von Grassamen, bezw. ein neues Gemisch, unter dem Namen „Perennial sweet scented vernal grass", wohl eine Art von *Anthoxanthum*, in den Handel gebracht. Burbank hatte eine Probe gekauft und ausgesät. Sobald die Keimlinge einige Centimeter hoch waren, suchte er die gleichförmigen aus und warf sie weg, während er die übrigen auf einem grossen Beete auspflanzte. Die Samen keimten nur nach und nach, und die ausgewählten Exemplare hatten also ein sehr verschiedenes Alter. Unter etwa hundert Pflanzen war schon im Juli ein ganz erstaunlicher Reichthum von Formen sichtbar.

Seine jetzt berühmten grossblumigen Shasta-Gänseblumen, von denen jede Blüthe ein Blatt dieser Zeitschrift völlig bedeckt, hat er durch Kreuzung der beiden europäischen Arten, *Chrysanthemum Leucanthemum* und *C. lacustre*, mit grossblüthigen japanischen Arten gewonnen. Von den erstern haben sie eine hohe Variabilität ererbt, aus der namentlich eine Rasse mit röhrenförmigen weissen Zungenblüthen herzuleiten ist. Von *Calla* kreuzte er *C. hastata*, die gelbe „Pride of the Kongo", die dunkelgelbe gefleckblättrige *C. Elliottiana*, die gelbe purpurn gefleckte *C. Pentlandi*, die rötliche *C. Rehmanni* und die zwerghafte *C. Nelsoni*. Ich bewunderte die langen Reihen der in voller Blüthe prangenden Hybriden, die ansehnliche Grösse ihrer Kelche und den Reichthum der Formen. Die Abstammung der einzelnen Typen konnte mit grösserer oder geringerer Wahrscheinlichkeit aus ihren Merkmalen abgeleitet werden, war aber selbstverständlich nicht weiter bekannt. Zwiebeln von bis über 20 cm Diameter, riesenhafte Blätter und Kolben, das bunteste Farbengemisch auf Blättern und Scheiden bildeten hier ein Material,

aus dem ohne Zweifel wichtige Neuheiten werden ausgewählt werden können. Alljährlich wird das Gemisch durch neue Kreuzungen bereichert.

Eine spezielle Aufgabe stellt sich Burbank in der Erzeugung von Freilandpflanzen mit rascher Vermehrung, grossen Blumen und üppigem Blüthenreichthum. Wie bereits erwähnt, gehört es zu seinen Idealen, die Gärtchen der Volksklassen mit billigen und schönen Blumen zu zieren. *Amaryllis* und *Gladiolus* sind unter dem Klima Californiens Gartenpflanzen, welche im Freien ausdauern, wie bei uns *Crocus*. Er züchtet sie theilweise in Bezug auf Grösse und Farbenzeichnung der Blüthen, wesentlich aber auf Winterhärte und rasche Vermehrung. Es kommt am meisten auf die Anzahl von Nebenzwiebeln an, welche eine Pflanze jährlich erzeugen kann. Denn die reiche Vermehrung wird sie schliesslich ganz billig machen und somit allgemein einführen. Die betreffende Fähigkeit wechselt in den Hybriden von *Amaryllis*, welche ich sah, im höchsten Grade. Die meisten Zwiebeln machten jährlich etwa 10—12 junge Zwiebelchen, aber bei den für die Weiterzucht ausgewählten erreichte diese Zahl 20—24.

Bisweilen gestatten seine Notizen, den Stammbaum einer neuern Sorte auszumalen. Als Beispiel führe ich eine der jetzt im Handel verbreiteten Pflaume, die Alhambra, an. Durch dreizehnjährige Arbeit wurde sie aus der Verbindung von europäischen, amerikanischen und japanischen Sorten erhalten. Zuerst wurde „*Kelsey*" mit *Prunus Pissardi* verbunden, und der Hybride mit den französischen Sorten gemischt. Inzwischen waren *P. Simoni* mit *P. biflora* und *P. americana* mit *P. nigra* gekreuzt worden. Der Blüthenstaub dieser Hybriden wurde dann auf die Narben der Bastardrasse übertragen. Diese siebenfache Verbindung gab eine ausserordentliche Menge von Typen, aus denen die Alhambra ausgewählt worden ist. Ob sie von allen der genannten Arten abstammt oder sonst von welcher Gruppe, kann selbstverständlich nicht mehr entschieden werden und ist für den Züchter auch ebenso selbstverständlich ohne Werth. Kreuzungen der gewöhnlichen Pflaumen mit den wildwachsenden widerstandsfähigen und ertragsreichen *P. maritima* sind im vollen Gang; Burbank erhofft von ihnen eine oder mehrere, für wasserarme Gegenden geeignete Sorten.

Schliesslich habe ich noch die Selectionen auf Grund von correlativen Merkmalen zu besprechen. Es handelt sich darum, dass Burbank, nach jahrelanger Uebung sich in den Stand gesetzt hat, von den Blättern der Keimlinge die Eigenschaften der Früchte

vorauszusagen. Dieses gilt wohl nicht im einzelnen, aber doch so weit, dass es eine Auswahl im ersten oder zweiten Jahre ermöglicht und dadurch den Umfang der Culturen innerhalb der Grenzen des Möglichen hält, auch wenn die Saat viele Hunderttausende umfassen sollte. Das wissenschaftliche Studium solcher Correlationen ist noch in seinem ersten Anfange, und die Arbeit der Züchter scheint fast unverständlich. Burbank zeigte mir einjährige Culturen von *Juglans californica* × *nigra* und zweijährige von *Prunus Pissardi* mit gewöhnlichen Pflaumen gekreuzt. Es waren dreifache Hybriden, für welche die Väter der zweiten Kreuzung nicht näher angegeben werden konnten. Unter Hunderten und Tausenden von Keimlingen war die Verschiedenheit des Laubes eine fast unübersichtlich grosse, in der Farbe und der Form bei den Pflaumen, im Grade der Zusammensetzung und der Form bei den Wallnüssen. Burbank deutete mir an, was ihm schien, Gutes zu versprechen, aber die Beziehungen zu den Früchten konnte ich nicht erfassen. Daher führe ich hier das folgende Beispiel an. Vor vielen Jahren hatte er eine ähnliche Cultur von hybriden Quitten. Er wählte nach dem Laube der einjährigen Pflänzchen die zehn besten aus, numerirte sie nach ihrem vermuthlichen Werthe und erzog sie bis zur Zeit der Blüthe und des Fruchtansatzes. Nr. 1 ergab sich als weitaus der beste, Nr. 2—9 waren in verschiedenen Graden vorzüglich, während alle übrigen nur mittelmässige oder geradezu schlechte Früchte hervorbrachten.

Seit meinem Besuche hat die Carnegie-Institution zu Washington Burbank eine jährliche Zulage für seine Versuche von 10 000 Dollar verliehen unter der Bedingung, dass seine Ergebnisse auch in methodischer Hinsicht für andere zugänglich gemacht werden sollten. Theils durch Vorträge an der Stanford-Universität in Californien, theils durch wissenschaftliche Studien von Botanikern auf seinen Gütern soll dieser Zweck erreicht werden. Hauptsache ist dabei weniger, das theoretisch Wichtige festzustellen und der Vergessenheit zu entziehen, als wohl seine Methode für andere Züchter besser zugänglich zu machen und im einzelnen auszubreiten. Ohne Zweifel wird sich dabei manches ergeben, was sowohl für die Wissenschaft als für die Praxis von hoher Bedeutung ist.

Wie man aus meiner Beschreibung sieht, handelt es sich vorwiegend um Versuche, deren Resultate noch nicht spruchreif sind, da der Besucher die älteren, bereits in den Handel übergegangenen Kreuzungsprodukte nicht mehr antrifft. Ueber ihren Werth wird man nur in grossen Zügen unterrichtet. Die laufenden Versuche bieten aber so viel des Wichtigen, dass sie uns dafür völlig entschädigen. Dabei ist aber immer im Auge zu behalten, dass die Verwendung praktischer Resultate für wissenschaftliche Schlussfolgerungen immer gefährlich ist, denn nur zu häufig sind Umstände, welche in wissenschaftlichen Versuchen als Fehler anzusehen sein würden, in der Praxis entweder unvermeidlich, oder gar nützlich. Abgesehen davon behält aber Burbank's Arbeit ohne jeden Zweifel seine hervorragende Bedeutung, auch für die Forschung.

(Biolog. Centralblatt, Bd. XXVI, 1906, S. 609.)

LA THÉORIE DARWINIENNE ET LA SÉLECTION EN AGRICULTURE.

Parmi les nombreux arguments dont Darwin a étayé la théorie du transformisme et qui lui ont valu son acceptation presque universelle dans le monde scientifique, la comparaison de la sélection naturelle avec le choix artificiel en agriculture et en horticulture a toujours été un des plus séduisants.

Les faits et les déductions puisés dans le domaine des études comparatives ont définitivement prouvé le principe de l'origine commune des êtres vivants. Mais la question de savoir comment la transformation a lieu dans la nature est restée entourée de doutes. Pour une large part, ceux-ci proviennent d'une interprétation défectueuse des méthodes pratiques. La grande loi de la variabilité individuelle, dont nous devons la connaissance à Quetelet, n'avait pas encore été découverte. Les agriculteurs n'étudiaient guère le côté scientifique de leurs procédés. Leurs méthodes n'ont donc pas pu fournir à Darwin le matériel dont il avait besoin, et on doit admirer l'usage génial qu'il en a fait pour fonder sa théorie.

Les opinions courantes sur le mode de la production de nouvelles variétés étaient bien différentes en horticulture et en agriculture. Les variétés de légumes et celles de plantes ornementales apparaissent tout d'un coup et par des causes inconnues. Ces changements sont brusques et fortuits. La nouvelle forme se montre avec tous ses caractères, nettement distincts du type ordinaire. En la multipliant par le semis, on peut la trouver pure et constante, mais dans la plupart des cas les graines ont été hybridisées par la fécondation mixte entre le nombre prépondérant des individus typiques. Alors quelques années sont nécessaires pour purifier la nouvelle race.

La variété horticole naît de son espèce comme branche latérale. L'espèce ne se change pas en variété, mais reste intacte à côté de son produit. Voilà la différence essentielle entre les faits observés en horticulture et la théorie des changements lents des espèces.

Celle-ci repose sur la méthode de sélection des agriculteurs. Mais leurs principes sont bien loin d'être les mêmes dans les divers cas, et comme l'étude de la variabilité était encore dans son enfance, il n'était pas possible de bien les distinguer. Les faits principaux

étaient l'amélioration des betteraves par Vilmorin et la sélection des céréales. Darwin a admis que les deux procédés étaient, en principe, les mêmes et il a basé sa conception de l'origine des espèces naturelles sur l'identité apparente de ces méthodes. Un changement lent, comprenant toute la culture, éliminant les individus de mauvaise qualité et améliorant tous les autres par le fait même du choix, devenait le lien commun entre les faits observés et la théorie du transformisme.

Les progrès de l'agriculture et l'étude de la loi de Quetelet ont depuis bien changé l'aspect de ces questions. L'amélioration des betteraves doit être considérée à part. Elle peut être étudiée d'une manière strictement scientifique. La variabilité de la teneur en sucre suit la loi universelle de la variabilité individuelle ou fluctuante et on peut lui appliquer nos connaissances de la régression constante vers la médiocreté. Les racines élites ne donnent pas une progéniture ayant le même pourcentage de sucre; il y a toujours un retour vers les nombres moyens, et une sélection de plus d'un demi-siècle n'a pas réussi à libérer la betterave de ses tendances atavistes. La sélection est un procédé qui doit être répété pour chaque génération parce que sans cela la race se détériorerait et rentrerait bientôt dans les caractères de la sorte d'où elle provient.

Les espèces naturelles au contraire sont constantes, elles n'ont plus de tendances atavistes, ou celles-ci sont réduites à de rares anomalies. Cette séparation absolue des espèces de notre temps est un fait bien connu et généralement bien apprécié. Sans lui l'atavisme serait le guide sûr dans toutes les questions d'affinité et de taxinomie, questions qui à présent doivent chercher tous leurs arguments dans les études comparatives.

A mon avis, l'amélioration des betteraves n'a rien de commun avec l'origine naturelle des espèces.

Parmi les céréales, la sélection suit deux voies différentes, dont l'une est considérée comme principale et l'autre comme accessoire. La dernière est presque identique à la production des variétés en horticulture. L'agriculteur ayant remarqué dans ses champs quelque type qui lui paraît plein de promesses l'isole, le multiplie et en obtient une race nouvelle et constante. L'inclination des céréales à l'autofécondation rend la purification souvent superflue et en d'autres cas facile et rapide. Le nouveau type peut être découvert en un seul exemplaire ou en plusieurs, ou bien représenté dans un certain pourcentage des individus, comme il l'a été dans le cas de l'avoine de Beseler, qui a été privée de ses barbes par le simple

choix des individus qui en étaient dépourvus. Auparavant, ce choix n'avait pas été fait parce que l'auteur de la race n'y avait attaché aucune importance. Dans tous ces cas, la sélection et la fixation suivent les mêmes principes qu'en horticulture.

Mais ces cas étaient considérés comme d'une signification bien secondaire. Le grand principe de la méthode était la sélection lente et continue. Par un choix bien dirigé et ayant en vue un but déterminé on croyait pouvoir conduire une race à son gré. Le précepte était de se bien figurer ce but, d'en fixer d'avance tous les détails et de ne dévier jamais du chemin qui devait y conduire, mêmes si des dizaines d'années devaient être nécessaires pour l'atteindre. C'est d'après ces principes que les agriculteurs les plus célèbres ont travaillé du temps de Darwin et ont continué à travailler, surtout en Allemagne, jusqu'à nos jours.

Cependant il ne faut pas croire qu'on puisse se fier sans réserve à ce principe. Il est hors de doute que beaucoup de bonnes races lui doivent leur origine et qu'une amélioration très considérable ait été le résultat de tous ces efforts. Pour la pratique, la valeur de la méthode ne peut être contestée, mais l'appréciation de ce fait ne prouve point du tout le fondement scientifique nécessaire à l'application du principe à la théorie évolutionniste. Pour bien faire comprendre tout le poids de cette objection, il suffit de rappeler un fait bien connu des agriculteurs: c'est que la sélection continue ne donne les résultats qu'on en attend que dans un petit nombre de cas. Il faut commencer bien des cultures pour en mener une à son but; dans toutes les autres on trouve qu'il est impossible d'atteindre le modèle idéal. Les cas de réussite sont plutôt des exceptions que des confirmations d'une règle générale.

J'ai eu l'occasion d'étudier de près l'un des exemples les mieux connus de cette sélection méthodique. Il s'agit du seigle de Schlanstedt, maintenant assez généralement répandu dans les cultures de la partie septentrionale de la France. En 1876, j'ai eu le plaisir de visiter M. Rimpau, l'auteur de cette race, à son domaine de Schlanstedt, et pendant quelques années j'ai eu l'occasion d'étudier ses cultures à diverses reprises.

L'élite de la future race se trouvait sur une petite parcelle au milieu des champs. Elle occupait le milieu d'un grand carré qui, du reste, ne contenait que des cultures de légumes ou d'autres plantes n'appartenant pas à la famille des céréales. Par ce moyen, les plantes élites étaient assez éloignées des champs environnants, pour ne pas avoir à craindre une contamination par du pollen transporté acci-

dentellement. Dans ce même but, le champ était entouré d'un quadrangle complet d'arbrisseaux formant une haie bien impénétrable. Le champ avait la même exposition et le traitement en était le même que pour les cultures environnantes.

Au moment de ma visite, il y avait neuf ans que Rimpau avait commencé sa sélection. C'était en 1867, et au temps de la récolte de cette année il avait visité, à ce qu'il me racontait, tous ses champs de seigle et cueilli un petit nombre d'épis qui lui paraissaient surpasser tous les autres. Parmi ces épis d'élite, le produit de diverses excursions, il avait fait ensuite un choix minutieux, pour ne garder qu'un petit nombre des meilleurs. Il les considérait comme appartenant à un même type, celui de la variété qu'il cultivait en grand, et comme ne formant que des sujets de qualité supérieure. Il se proposait d'en faire une nouvelle race en se dirigeant vers un idéal, dont des épis très longs et de gros grains seraient le caractère essentiel. Dans ce but, il mélangeait les grains de ses épis d'élite et les semait ensemble sur la parcelle que je viens de décrire. C'est dans ce mélange initial que réside le côté faible de son travail, comme nous le verrons bientôt. Mais, de son temps, on ne connaissait aucune raison pour éviter cette faute et pour ne pas semer des grains mélangés.

Pendant toute une série d'années Rimpau a répété la culture et le sélectionnement de sa future race. Tous les épis de mauvaise qualité étaient rejetés chaque année, toutes les plantes qui, par quelque raison, auraient pu profiter de plus d'espace ou d'autre avantages accidentels étaient exclues, et la récolte des autres était mélangée et semée pour la génération suivante. Bientôt la race montra des qualités supérieures au seigle ordinaire des champs et put servir à fournir le semis nécessaire pour les cultures en grand. Dans ce but, les épis de la parcelle susdite étaient séparés en trois parties: les meilleurs étaient réservés pour la continuation de la race d'élite, le second groupe servait de semis pour les champs, tandis que le reste était rejeté. Le semis pour les champs était multiplié pendant trois années afin de pourvoir aux besoins de tout le domaine.

Après vingt années d'une sélection rigoureuse d'après ces principes, la supériorité du seigle de Schlanstedt vint à être reconnue par les agriculteurs allemands, et Rimpau put vendre toute la récolte de son domaine comme semis. Peu de temps après, le seigle de Schlanstedt a été introduit en France, surtout par les soins et les études étendues de M. Schribaux, professeur à l'Institut agronomique de Paris.

Rimpau prétendait, et il était généralement admis, que la race était assez constante pour une culture successive d'une ou de deux générations, mais que lentement et sûrement elle perdrait ses avantages par une culture plus prolongée. Il était donc nécessaire de recourir toujours à des grains provenant directement du stock d'élite de Schlanstedt.

Cependant ce n'était pas l'opinion de M. Schribaux. Il attribuait la détérioration si générale à des causes accidentelles, à des mélanges occasionnels d'autres grains et à des croisements avec les races voisines. D'après lui, des soins minutieux seuls peuvent protéger la variété contre ces causes de détérioration, mais grâce à ces soins elle restera aussi pure que dans les cultures originales. Dans l'Almanach du Cultivateur de 1892 (p. 69) M. Schribaux se prononce de la manière suivante:

"Si l'on veut conserver la variété de Schlanstedt parfaitement pure, il faudra avoir soin de faire ses semences dans un champ aussi éloigné que possible de toute autre culture de seigle. Un champ entouré de haies, ou mieux encore abrité par d'épais rideaux d'arbres, conviendrait parfaitement à cet usage. Sans cette précaution, le seigle de Schlanstedt ne tarderait pas à dégénérer, par suite des croisements qui ne manqueraient pas de se produire avec les variétés locales".

Le principe et la méthode de Rimpau sont ceux qu'on suit généralement en Allemagne et dans lesquels on a la plus absolue confiance. Bien que ne menant au but que dans un nombre restreint d'expériences, cette méthode est la seule reconnue pour la grande culture. Encore récemment dans une brochure publiée au printemps de cette année (1906) M. le comte Arnim, un des sélectionneurs les plus célèbres de l'Allemagne, a donné une affirmation détaillée de la nécessité d'avoir toujours recours à des grains d'élite et de ne jamais se fier à sa propre récolte pour le semis de la saison suivante. Les races améliorées ne sont, d'après lui, point du tout constantes, mais toujours sujettes à une prompte régression vers le type duquel elles proviennent.

Cet assujettissement à la régression serait une objection importante contre l'usage que Darwin a fait de la sélection des agriculteurs pour formuler sa théorie de la sélection naturelle. Les espèces sauvages ne montrent pas une telle régression, et il en résulterait qu'elles doivent avoir un autre mode de se produire. C'est en partant de ce point de vue que j'ai tâché, dans mon ouvrage sur la théorie des mutations, de démontrer que la sélection artificielle ne peut pas

être considérée comme un point d'appui valable pour la conception d'une origine lente et adaptative des espèces naturelles.

Après la publication de l'ouvrage sus-nommé la question de savoir si les races des grandes cultures sont bien aussi instables qu'elles ont la réputation de l'être a été le sujet de bien des doutes. Il semble que, dans beaucoup de cas, elles deviennent de plus en plus constantes et indépendantes de toute sélection ultérieure. Si ce fait était bien établi, il en résulterait, que l'analogie entre ces races et les espèces sauvages serait assez grande servir de point de départ à une hypothèse sur l'origine de ces dernières.

Voilà donc une objection contre la théorie des mutations, qu'il serait bien difficile d'éliminer. Mais heureusement, une découverte toute nouvelle vient de jeter une lumière si vive sur toute la méthode artificielle, que son point faible ne saurait rester caché plus longtemps. Ce sont les travaux remarquables de M. Nilsson, de Svalöf en Suède, qui vont donner une explication tout à fait inattendue de cette méthode, en montrer la faute intrinsèque et la replacer, par de nouveaux principes, aussi bien dans la pratique que dans la science du transformisme.

Analysons, pour cette raison, les travaux de M. Nilsson. La station expérimentale agricole de Svalöf a été fondée il y a bientôt vingt années. Au commencement, la sélection y suivant les préceptes ordinaires, le choix des meilleurs individus et le semis de leurs graines en mélange. Sur tous les autres points, la méthode y était soumise à une étude rigoureuse, et la culture des champs d'élite aussi bien que l'appréciation des caractères de sélectionnement y ont fait des progrès remarquables. Mais les résultats ne répondaient pas aux espérances. Quelques races furent améliorées mais d'autres se montraient récalcitrantes. L'influence de l'expérimentateur paraissait devenir de plus en plus restreinte, et plus les méthodes devenaient rigoureuses et précises, plus le résultat semblait ne pas dépendre d'elles, mais être dû presque tout à fait à des hasards imprévus.

C'est dans ces conditions que Nilsson trouvait les expériences, lorsque, en 1890, il fut chargé de la direction de la station. Au commencement, il poursuivit la même voie que son prédécesseur. Mais bientôt il se prit à douter de la validité de la méthode. Il entreprit une revue critique de toutes les sélections et fut bientôt convaincu du rôle prépondérant du hasard. Rien ne pouvait être prédit avec certitude, et les problèmes les plus brûlants restaient insolubles. Il recommençait les sélections, partant de nouveaux épis initiaux, et espérant venir à bout en évitant toutes les fautes.

Mais le résultat restait le même et il était sur le point de désespérer de jamais atteindre le but.

Mais alors une observation accidentelle vint changer tout l'aspect de la question. Parmi des centaines de parcelles d'élite, qui toutes portaient un mélange plus ou moins varié de types, il y en avait quelques-unes qui se montraient parfaitement pures et homogènes. Nilsson avait tenu registre de tous ses semis, et voilà qu'en le consultant, il découvre que ces parcelles pures provenaient chacune d'un seul épi, tandis que toutes les autres portaient la progéniture d'un mélange de grains. Le principe était trouvé et fut aussitôt mis à l'épreuve sur une échelle aussi grande que possible. Des centaines d'épis furent choisis sur les champs, aussi différents du type moyen que possible, et les grains de chaque épi furent semés séparément. L'année suivante c'était presque un miracle. Jusque-là la variabilité avait paru régner partout, maintenant c'était l'uniformité. Presque chaque parcelle était pure, portant un type bien défini et bien différent des autres. Sans doute, il y avait quelques exceptions, mais les études ultérieures ont montré qu'elles provenaient d'épis hybrides comme il s'en trouve toujours dans les champs. On peut donc les négliger et conclure à cette règle, qu'un épi isolé normal et non hybride donne une progéniture homogène. Cette homogénéité se conserve dans les générations suivantes, et les descendants d'un tel épi forment une race constante et pure. Tout mélange d'épis, au contraire, peut donner une race variable et de purification difficile. En fait, il n'y a d'autre moyen de la purifier que d'avoir recours au principe même, de choisir dans cette race de bons épis, et d'en semer les grains séparément pour chacun d'eux.

Voilà donc le moyen de se procurer des races homogènes et constantes. C'est la sélection initiale qui décide. Toute sélection ultérieure est absolument superflue, voire même simplement impossible. La sélection répétée ou continue, si hautement vantée par les agriculteurs allemands, est une pure illusion. La répétition n'est, ni nécessaire, ni même possible.

Avant d'appliquer cette proposition à une critique détaillée de l'expérience de Rimpau, il est nécessaire de décrire une seconde découverte de M. Nilsson, qui est pour ainsi dire, le complément de la première. Pour bien la comprendre, essayons de dépeindre l'état de variabilité de nos races actuelles d'après le principe suédois que nous venons d'exposer Chaque épi donnant, par autofécondation, origine à une race uniforme, la promiscuité si grande qu'on voit dans les champs doit provenir du mélange d'un nombre considérable

de races, intrinsèquement pures, mais méconnues jusqu'ici, et en outre se mêlant continuellement par la fécondation croisée. Quelques-unes de ces races dominent, d'autres ne sont représentées qu'en des quantités très petites. Pour chaque variété prétendue il y a quelques composants caractéristiques à côté d'un nombre très grand de types plus rares. On peut appeler ces composants les races élémentaires de la variété. La variabilité de cette dernière repose donc sur le nombre et la différence de ses éléments constituants.

Or, M. Nilsson, en étudiant l'étendue de cette variabilité, a découvert qu'elle surpasse tout ce qu'on en pensait et même tout ce qu'on oserait en espérer. Pendant de nombreuses années lui et ses aides-naturalistes de la station de Svalöf ont parcouru les champs au temps de la récolte et en ont rapporté tous les épis et toutes les grappes d'avoine qui paraissaient exceller sous un rapport quelconque. Ils en ont semé les grains isolément et ont obtenu des milliers de types différents, uniformes et bien définis. Parmi ceux-ci, beaucoup étaient seulement de valeur négligeable, ne surpassant les races déjà existantes que sur des points secondaires. Mais beaucoup d'autres étaient vraiment excellentes. Celles-ci différaient entre elles dans presque toutes les directions et à tous les degrés voulus. Par là elles répondaient à presque toutes les exigences des agriculteurs et pouvaient suffir à tous les usages, sur tous les terrains et sous tous les climats si différents de la Suède. On n'avait qu'à faire un choix parmi eux pour trouver ce qu'on désirait.

Seulement ce choix n'était pas si facile qu'on pourrait le croire à première vue. Tout au contraire il exigeait une étude approfondie des caractères, tant botaniques que pratiques, de chacune de ces nouvelles races, nombreuses de plusieurs milliers, et une comparaison détaillée de leur résistance aux maladies et au froid, de leur aptitude pour certains sols et certaines conditions climatériques, de la précocité ou tardivité de leur récolte, des qualités de leurs graines et du total de leur produit. C'était un travail immense qui demandait des années et une spécialisation d'études et d'instruments presque incroyable. Le résultat en a été un progrès de l'agriculture dans toute la Suède, qui ne tarda pas à provoquer la jalousie des autres nations.

Néanmoins ce n'est pas le côté pratique des mérites de la station de Svalöf dont nous avons à nous occuper ici. Revenons à notre point de départ et voyons ce que les découvertes suédoises peuvent nous apprendre sur l'expérience de Rimpau.

Rimpau avait commencé sa sélection à l'époque de la récolte de 1867. Il avait choisi un nombre limité d'épis excellents et cru qu'ils

étaient les meilleurs représentants d'un type unique. C'est pour cela qu'il ne pouvait pas entrevoir d'objection au mélange de leurs grains. Mais d'après les observations de M. Nilsson il est évidemment impossible que Rimpau eût vraiment choisi des épis égaux. Il doit avoir eu entre ses mains un mélange plus ou moins grand de types apparemment égaux mais en réalité bien divers. Dans les expériences de Svalöf deux épis en apparence égaux peuvent donner naissance à des races bien distinctes. La première génération de la culture d'élite de Schlanstedt doit donc avoir été un mélange d'un nombre plus ou moins grand de types, tous excellents, mais à des degrés inégaux. C'est entre ceux-ci que Rimpau a choisi, et qu'il a répété le choix dans les générations consécutives. D'année en année, il doit avoir éliminé les types qui promettaient le moins, et par là augmenté la valeur moyenne du mélange restant. Sans le savoir il a continué à purifier ce mélange et à en isoler de plus en plus un seul type, celui qui répondait le plus exactement à l'idéal qu'il s'était proposé de réaliser. Après dix, après quinze, peut être après vingt années, cet isolement doit être devenu définitif et complet et depuis ce moment le seigle de Schlanstedt a été aussi pur qu'une race svalöfienne. Répandu en Allemagne et en France, il restait exposé à la détérioration, non pas de son propre chef, mais seulement par cause d'impuretés dûes au mélange accidentel de grains étrangers, ou à la fécondation croisée. Ce résultat de notre explication est, comme on le voit, en pleine harmonie avec l'appréciation du seigle de Schlanstedt par Schribaux, telle qu'elle est citée plus haut.

De cette explication peuvent être déduites deux conclusions bien inattendues. La première est de nature pratique. Elle peut se formuler de cette manière: Si Rimpau avait eu à sa disposition toute notre connaissance actuelle de la variabilité des céréales, il n'aurait pas mélangé les grains de ses épis de 1867, mais les aurait semés séparément. Alors il aurait obtenu un certain nombre de races, pour la plupart uniformes et constantes, et il aurait choisi entre elles justement le même type, qui maintenant porte le nom de son domaine. Il n'aurait pratiqué qu'une seule sélection et produit sa race en trois ou quatre années au lieu d'en avoir eu besoin de vingt et plus.

Voilà pour la pratique. La même explication s'applique naturellement à toutes les autres expériences de sélection qui ont été entreprises sur la même base. Toujours la sélection initiale, sélection en groupe ou en masse, d'après le principe même de la méthode, doit

avoir commencé par un mélange, et tout le travail dans les générations successives n'a eu d'autre résultat que d'isoler de ce mélange initial un des types constituants. En ne mélangeant pas, on aurait pu, sans aucun doute, abréger l'expérience et la réduire à un seul acte de sélection.

La seconde déduction de notre explication de Rimpau est une critique de sa validité comme appui de l'hypothèse d'une origine lente des espèces sauvages. C'est bien simple. La sélection continue et l'amélioration lente qu'elle est supposée produire n'existent pas en réalité et elles ne sont donc qu'une fausse apparence résultant de l'état insuffisant des connaissances de ce temps-là. Mais la pratique de la sélection artificielle en agriculture est le dernier appui réel de la théorie de l'origine lente de espèces sauvages, et, si cet appui vient à tomber, il ne reste que des hypothèses tout à fait arbitraires pour soutenir cette conception.

Alors, la production des variétés en horticulture recouvre son droit de principe explicatif de l'origine des espèces. Les améliorations dites secondaires en agriculture, comme la perte des barbes dans l'avoine de Beseler, sont du même ordre, et les races élémentaires nombreuses, découvertes à Svalöf, viennent appuyer la même idée. Partout, dans le champ de l'observation et de l'expérience, il n'y a d'autre origine de formes nouvelles que celle par saut brusque d'un type, qui poursuit son existence à côté de la nouvelle forme. C'est le *principe des mutations*, qui se trouve maintenant en concordance avec toute la pratique des sélections, aussi bien en agriculture qu'en horticulture.

(Revue Scientifique, 5e Série, Tome V, 1906, p. 449.)

BURBANK'S PRODUCTION OF HORTICULTURAL NOVELTIES.

The commercial catalogues of the horticulturists contain, yearly, a certain number of novelties. Some of these are introduced from foreign countries, others are due to accidental sports, but many are the results of artificial improvements. They are produced either by nurserymen or by private persons who charge the seedsmen with their sale. As a rule, this production of novelties is a subordinate matter. It is very rare to find a man who devotes his whole life and all his energies to the introduction and production of new, beautiful or useful, horticultural plants.

Such a man is Luther Burbank of Santa Rosa in California. He is a nurseryman, but has no nursery in the ordinary sense of the word. He is a tradesman, but sells nothing besides his novelties, and these only to other dealers who will multiply them and offer them to the general public. His aim is not the accumulation of wealth, but to contribute to the welfare of other men by giving them better food, better fruits and more beautiful flowers. He is especially interested in the production of cheap ornamental plants for private gardens, in order to disperse their enjoyment as widely as possible. He is not engaged in pure scientific research, but of late he has consented to have his methods and cultures published, that they may become a guide for other men in their work along the same line. The Carnegie Institution of Washington has accorded him an annual grant of $ 10,000 for ten years, thus enabling him to extend his cultures on as large a scale as is possible for the work of one man. Moreover, the Institution will take in hand the recording of the history of his experiments and thus create a source of practical and scientific information of the highest importance upon many questions of plant-breeding.

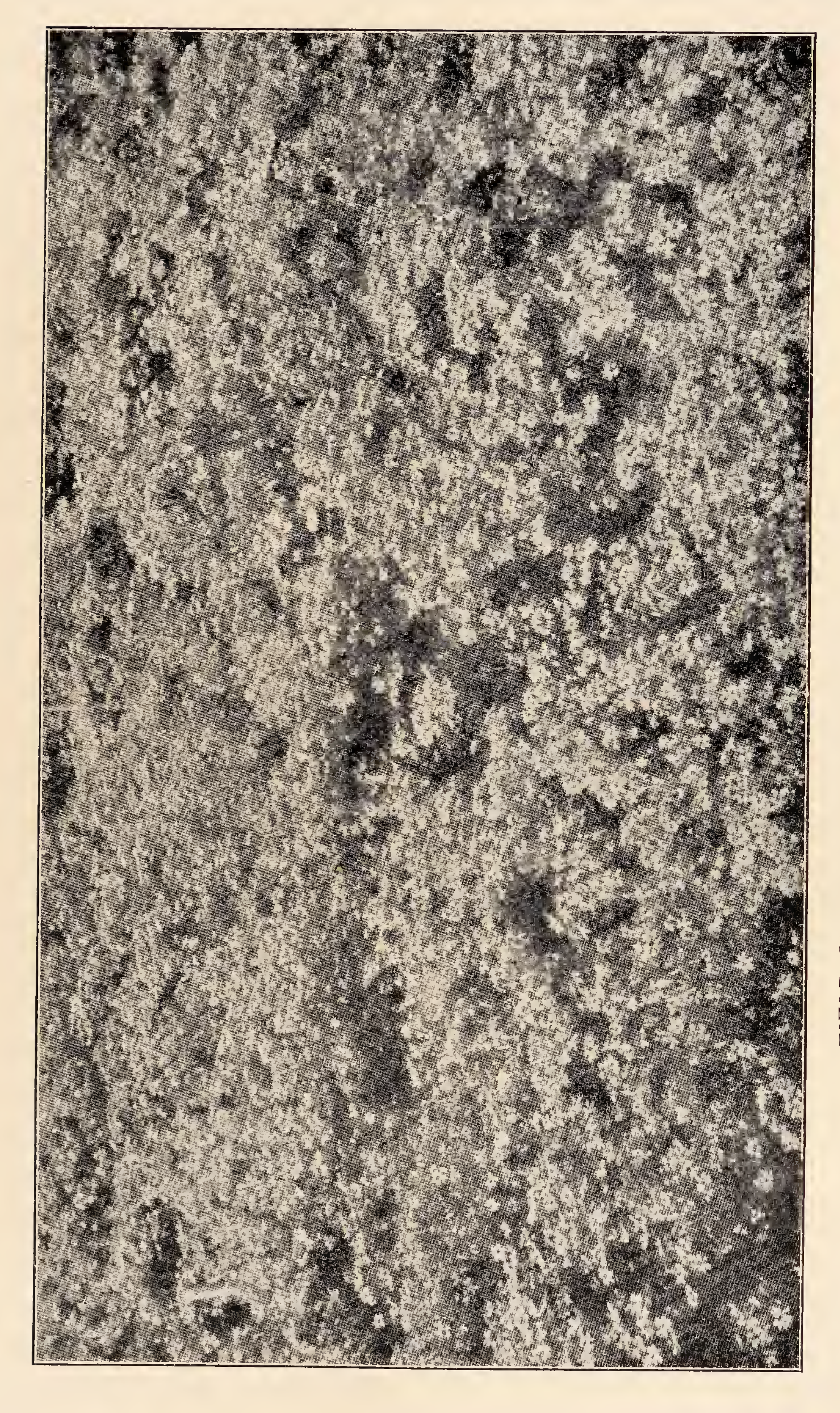
Such a standard work is the more needed, since the methods and results of European horticulturists are, as a rule, accessible to American breeders only with difficulty. Burbank has had to rediscover many of the rules and practices which in Europe were more or less universally known. His science and methods are his own work, although in comparison with those of other horticulturists

they do not contain essentially different procedures. It is a most interesting study to go into the details of such a comparison, especially since, by the same principles, he has obtained such striking new results. If his work does not enlarge our knowledge of the general rules, as it is not intended to do, it at least provides us with such numerous illustrations that a description of his experiments, even if but brief and incomplete, may be considered as a review of almost the whole field of horticultural plant-breeding.

From this point of view I shall now give a survey of Burbank's work. In doing so it is not my aim to recommend his fruits or his flowers. They recommend themselves, and their world-wide appreciation gives the best proof of their high value. I am concerned only with the methodological side of the work and my aim is to describe such details as will best contribute to the establishment of the full agreement of Burbank's experience with the agricultural methods of Nilsson on the one side, and with the latest results of biological investigation on the other.

Luther Burbank was born March 7, 1849, in Lancaster, Mass. His father was of English and his mother of Scotch ancestry. He was reared on a New England farm and indulged in the breeding of American grapes and of new potatoes, which was quite a common pursuit in Massachusetts about the year 1873. He succeeded in raising some new varieties of potatoes in that year, multiplied them during the two succeeding summers and offered them for sale to the well-known seedsmen Messrs. J. J. H. Gregory & Son at Marblehead, Mass. They selected one variety among the three he had offered and paid him $ 125 for it. This happened in the summer of 1875, and in September of the same year Burbank left Massachusetts and settled at Santa Rosa, California, partly on account of his health, partly on account of the bright prospects which the climate of that part of California offered him for his most beloved occupation, the improvement of plants. For at Santa Rosa almost all the garden plants which require greenhouses in the Eastern States can be cultivated in the open, and therefore on a much larger, or even on an almost unlimited scale. As an instance I mention the *Amaryllis*.

In the beginning, Burbank rented a small nursery near Santa Rosa and cultivated market flowers and small fruits, but had to look for work on other farms also, in order to gain money enough for maintenance. It was only after thirteen years, in 1888, that he had saved enough to buy his present farm. Here he organized a large



FIELD OF IMPROVED AUSTRALIAN STAR FLOWERS.



HYBRID FROM ENGLISH WALNUT AND
CALIFORNIAN BLACK WALNUT.

nursery and soon accumulated a small capital which enabled him to sell out his business, in the year 1890, and devote his whole life to the introduction and production of novelties. Three years afterward (1893) he published his first catalogue on *New Creations in Fruits and Flowers*, which gained for him a world-wide reputation and brought him into connection with almost all the larger horticultural firms of the whole world.

In 1905 he accepted the Carnegie grant and was appointed an honorary lecturer on plant-breeding at the Leland Stanford Junior University. Here he delivered two lectures a year before a score of advanced students and professors, illustrating his new creations by means of specimens and photographs and explaining the experiments by which they were won.

In the meantime, the potato which he sold to Messrs. Gregory had proved to be a great success. It had rapidly increased in importance and supplanted many of the older cultures. According to an official statement of the United States Department of Agriculture at Washington made a few years ago, this Burbank potato is adding to the agricultural productivity of the country an annual amount of $ 17 000 000. In the Eastern States it is cultivated alongside with other varieties and is often indicated by local names instead of Burbank's name. But along the Pacific coast, from Alaska to Mexico, it is now the standard of excellence among potatoes. In fact, it is almost the only variety cultivated in California, where the culture of potatoes for cattle-feeding or for factories is of hardly any importance. Its tubers are of a large and (what is more important) almost uniform size.

The evidence which is set forth in this discussion I gathered mainly during my visits to the Santa Rosa and Sebastopol farms of Burbank, where he was so kind as to explain his cultures to me and to answer all my questions about them. I visited him twice during the summer of 1904 and had the privilege of a four-days' intercourse with him in July 1906. Of course, I had prepared myself for these visits by studying the magazine articles on his work published during the last few years, among which those of E. J. Wickson in *Sunset Magazine* may be cited as the most complete and the most reliable. Wherever possible, however, I submitted the statements once more to my host, asking him such questions about them as would meet the doubts which might offer themselves from the standpoint of a biologist. As a rule, the answers covered my wishes and led to the conclusion that notwithstanding the widely

divergent, and on some points quite opposite methods, the main results ot practice and science are the same.

In order to understand the kind of evidence which will be discussed here, it is necessary to have a clear idea of what a visitor can see on the farms. As soon as Mr. Burbank has originated a new kind of useful or ornamental tree, flower, fruit or vegetable, he sells it to one of the great seedsmen, florists and nurserymen with whom he is in constant relationship. They take the whole stock, multiply it and offer it to the trade. They buy the exclusive right of selling the new variety, and nothing of it is left on the farms of Burbank. Hence it follows that a visitor cannot expect to have a survey of the achievements that have already been made. There is no collection of these in living condition. One may study the commercial catalogues of Burbank or inspect his numerous photographs but the perfected varieties themselves are no longer there.

On the other hand, the visitor to the experiment-farms will become acquainted with the novelties destined for the immediate future. Burbank will explain to him his aim and his hopes as well as the methods by which he expects to fulfil them. The future, however, is uncertain, and the real value of a novelty can be judged only after some years have elapsed after its introduction into general culture. The spineless cactus opens the brightest prospects for the cultivation of the arid deserts, but the trial to determine whether it will succeed under those unfavorable conditions and will reward the expenses of its cultivation must still be made. So it is in many other cases too. Burbank himself is the most exacting judge of his productions and insists that they shall stand all tests of culture and trade and shall survive exacting trials or perish.

From this discussion it may easily be seen that my evidence relies, for a large part, on experiments which are not yet finished and the ultimate result of which cannot yet be estimated. For the description of the methods used this is of no importance, and in many cases the older experiments with their practical results will have to be alluded to.

Burbank's first catalogue was published in 1893. It is now thirteen years old. The varieties described therein are, of course, older, but they are only a small number in comparison with his present stock. The larger part of his experiments are younger, and only a few of his pedigrees cover more than ten years, as, for instance, those of the plums.

A special feature of Burbank's work is the large scale on which

his selections are made. It is evident that in a variety of mixed condition or in the offspring of a hybrid and even in ordinary fluctuating variability the chance of finding some widely divergent individual increases with the number of the plants. In some hundred specimens a valuable sport can hardly be expected, but among many thousands it may well occur. The result depends largely upon these great numbers. In one year he burned up sixty-five thousand two- and three-year old hybrid seedling berry bushes in one great bonfire and had fourteen others of similar size. He grafts his hybrid plums by the hundreds on the same old tree, and has hundreds of such trees, each covered with the most astonishing variety of foliage and fruit. Smaller species he sows in seed-boxes and selects them before they are planted out, saving, perhaps, only one in thousands or ten thousands of seedlings. Thornless brambles, spineless cactus, improved sweet grasses (*Anthoxanthum odoratum*) and many others I saw in their wooden seed-boxes being selected in this way.

The same principle prevails in the selection of the species which are submitted to his treatment. Here, also, the result depends chiefly upon the numbers. He tries all kinds of berries and numerous species of flowering plants. Some of them soon prove to be promising and are chosen, others offer no prospects and are rejected. The total number of the species he has taken into his cultures amounts to 2500. The list of the introductions of last year shows 500 species, mostly from South America and Australia. Formerly he often made excursions in order to collect the most beautiful wild flowers or the best berries of Northern California, but for several years he has had no time to spare for this work. He has two collectors who collect only for him, and many relatives who send valuable bulbs and seeds, from time to time. One of his collectors travels in Chile, the other in Australia, preferring the regions in which the climate corresponds best with that of Santa Rosa. The Australian plants are usually sent to him under their botanical names, the South American often without any names at all, only the date and locality of collection being indicated. This insufficiency of denomination is of no importance at all for the practical work, but often diminishes the scientific value of the experiment, as for example, in the case of the spineless cactus. The thornless species with which he crossed the edible varieties have been sent to him from Mexico and elsewhere without names and they have been eliminated from the cultures as soon as the required crosses had been made. Hence it is evident that a scientific pedigree of his now renowned spineless

and edible cactus will always remain surrounded with doubt as to the initial ancestry.

Besides his collectors in other countries and his correspondents widely scattered through the United States, he is constantly on the look-out for odd sorts of fruits or flowers, in order to combine them with the existing varieties. He procures seeds from the nurseries of all countries, from Europe and Japan as well as from America. He brings together, in each genus, as many species as possible before starting his crosses. Of *Asclepias* I noted about twenty species on a plot, of *Brodiaea* four, of *Rhodanthe*, *Schizanthus* and the fragrant Tobacco all the best and newest European varieties and hybrids. Many other instances will be given in the special descriptions. Among grasses he is now trying species of *Lolium*, *Stipa*, *Agrostis* and *Anthoxanthum*, partly for forage and partly for lawns. Of evening primroses he had received a large flowered form of the creeping white *Oenothera albicaulis*, which he has now selected along with other small- and large-flowered yellow primroses. Many wild species afford deviations, which are ordinarily considered as monstrosities, but which in his hand may be improved to yield valuable ornamental plants. He showed me a beautiful yellow papaveraceous plant, the *Hunnemannia fumariaefolia* from Mexico, which in some specimens doubled its flowers on the outside instead of within, in the same way as some *Gloxinia's*. Many other introduced deviations and hundreds of beautiful species I saw, but there is no reason for mentioning their names here. Very often a wild strain supplies some valuable quality or perhaps only the vigor of growth which fails in its cultivated allies. Many a weak race was made strong by this means.

Among the species and varieties introduced from foreign countries some proved to surpass the corresponding American forms without needing any improvement. In this way very valuable contributions to American fruit-culture have been secured. In the beginning of his work, a Japanese agent one day sent him some plum-pits. From these he grew two varieties which he has since introduced under the names of Burbank and Satsuma plums. The first of them was named for him by the United States pomologist at Washington. It was exceptionally suitable to American conditions and has justified its selection by its present wide distribution and economic value. The Satsuma plum is now commonly cultivated in California and is a most delicious preserve on account of its sweet flesh and small pits. The Burbank plum, on the other hand,

is one of the best and most popular Japanese plums throughout all the United States; it is early and heavy bearing, free from insects and diseases, and a market fruit of large size and attractive color.

Other species needed only sowing on a large scale and a selection of the best individuals, and could then be introduced without artificial improvement. The common French prune, of which California has produced one hundred and fifty millions of dried produce in a year, is a small fruit and late in ripening, although it is rich in sugar. In order to enlarge the size and to change the time of ripening, Burbank sowed large numbres of seeds of this French prune d'Agen, grafted the seedlings on older trees in order to force them to yield their fruits soon and finally chose among the thousands of grafts, the type which is now known as the sugar prunes, a large fruit ripening a month earlier and prolific in bearing. In the same way, the crimson rhubarb, or Mammoth pie plant, was secured which is now grown on a large scale all around Los Angeles, whence it is shipped, during the winter months, to the markets of New York. It is a continuous bearer throughout a large part of the year and has a peculiarly delicate flavor. It was sent to Santa Rosa by Messrs. D. Hay & Son, Nurserymen in Auckland, New Zealand, about 14 years ago. Burbank sowed the seeds on a large scale and selected the best type for introduction as soon as he perceived its excellent qualities.

Among flowers, the Australian star flower or Everlasting (*Cephalipterum Drummondii*) is now being introduced after only a few years of multiplication and selection. It is a composite, and its apparent flowers are in reality flower-heads, the bright red color of which is due to the bracts of their involucres as in other species of everlastings. It is recommended for millinery purposes and may supplant a large part of the trade in artificial flowers. I admired, on each of my three visits, the large beds full of the shiny red flowers, and saw the selection of the largest and brightest specimens going on.

The main work of Burbank, however, consists in producing new varieties by crossing. The aim of crossing is the combination of the desirable qualities of two or more species and varieties into one strain and the elimination of the undesirable characters. In the most simple cases this can be produced by one cross and without selection; but, ordinarily, many crosses and the production of a more or less chaotic progeny are required, and selection has to decide

what is to live and what is to be rejected. It is a well-known fact, discovered by Koelreuter and Gärtner, and confirmed by numerous other scientific hybridologists, that hybrids often surpass both their parents in the vigor of their growth and the profuseness of their flowering. Taking advantage of this rule, in more than one instance, Burbank has produced hybrids of extreme capacities. The most astonishing instances are afforded by his hybrid walnuts. In the year 1891 he crossed the English walnut and the Californian black walnut and afterwards planted a row of them along the road before his residence. At the time of my first visit six gigantic trees were seen growing. They had reached twice the height and size of ordinary walnut trees. Three of them he has since been compelled to cut down, because they increased too rapidly. This summer (1906) I saw the three remaining specimens, eighty feet in height and two feet in diameter. He showed me sections of the cut stems. Their wood was of a fine grain, very compact and of silky appearance. The annual layers measured 5 centimeters, a most extraordinary thickness. Fast growing trees are usually of soft grain, but these hybrid walnuts have a wood as hard as that of the ordinary species. By recrossing them the qualities of the wood have been still further improved, and selection in this direction produces a broad variety of hard and soft, coarse and fine, plain and beautifully marked, straight and wavy grain. In driving me to his Sebastopol farm, he pointed out an enormous walnut tree in one of the gardens along the road. It far surpassed all the surrounding trees, though many of them were older. It is a hybrid between the native Californian black walnut and the New England black walnut. It is, next to the redwood and big trees, perhaps, the largest tree and fastest grower I ever saw.

Another tree which displays the vigor of hybrids is the Wickson plum. It is a little more than ten years since Burbank distributed the first grafts of this variety, and it was the first of his plums to make a deep impression on California fruit growers. It was produced by crossing the above-named Burbank plum with the Kelsey, both parents being varieties of the Japanese *Prunus triflora*. The flesh of the Burbank is red, that of the Kelsey being dull pink and green. The special merit of the breeder lies in the choice of the parents from which to produce his hybrid. The Wickson plum is, at present, most largely grown in California for shipping purposes on account of its high durability. It has the unique heart shape of the Kelsey but the flesh of the Burbank, a rich garnet and yellow

color, a large size and a perfect shape. It is very juicy and delicious but its firm skin insures good shipping and keeping qualities. Its first sales in Chicago made the record for plum prices in the United States. It is widely distributed over the world, though somewhat less hardy than other varieties. It has the best qualities of both parents and in many respects surpasses both of them. It is one of the best illustrations of what can be obtained in a single crossing by a man who thoroughly knows all the qualities and characteristics of his trees and how to combine them and who is guided by this knowledge in the choice of the parents for his cross.

It is exceedingly difficult to gain a correct idea of the influence which the introduction of such novelties can have over the horticulture of some definite country or state. The Burbank, Satsuma, sugar and Wickson plums are now largely cultivated in California as well as elsewhere. They have partially supplanted old varieties and have, also, been the means of increasing the acreage devoted to plum culture. But it is manifest that the change of varieties requires the regrafting of the orchards and cannot be performed at once. It often requires ten years or more to revolutionize an established and profitable industry on any large scale. It takes some years to prove the trustworthiness of the new sorts and to convince the fruit-growers of the desirability of the change. The production of a new variety is one great step, but its introduction and distribution is another equally important one. The whole fruit-growing industry of California amounts to an aggregate value of about sixty millions of dollars annually, and of this sum hardly one per cent. is represented by the varieties imported or created by Burbank.

If we compare these figures with those given for the importance of the Burbank potato, we find a great difference. But for a fair appreciation we must realize that the Wickson plum is scarcely older than the ten years required for its first wide distribution and that most of the other hybrids created by Burbank are much younger. We must leave it to the future to decide what will be the real significance of the improvements in fruits and flowers, of which this one man has produced such an astonishing number of excellencies.

(The Open Court, Vol. XX, 1906, p. 641.)

ON TWIN HYBRIDS.

In the group *Onagra* of the evening primroses the hybrids between different species are, as a rule, constant and uniform through the succeeding generations. In this respect they comply with the common rule for the majority of the characters of specific hybrids. Only, on account of the scarcity of regressive marks in this group, the phenomenon of constancy is allowed to show itself pure and complete. An exception is afforded by *Oenothera brevistylis*, the character of which splits up according to the formulae of Mendel[1]).

As an example of a constant hybrid race I quote the *O. muricata* × *biennis*. It has been found uniform through at least four generations. In the second, the one in which Mendelian marks are seen to split, I cultivated over 80 flowering plants and over 100 rosettes, but no differences could be detected. Last summer (1907) I cultivated, on neighbouring beds, 35 plants of the first and 18 of the fourth generation. Both groups produced a number of flowering stems, but, apart from the ordinary fluctuating variability, the characters were exactly the same in all the specimens. They had the flowers almost like those of *O. biennis*, but dense and richly flowered spikes like the *O. muricata*.

The types of the species used for this experiment were the forms which occur everywhere on waste places throughout Europe, having been introduced, the first from Virginia and the second from Canada, about three centuries and one century ago respectively. They are probably the types on which Linnaeus based his descriptions of the species. In the United States, however, these Linnean species consist of quite a number of subspecies, of which I collected over a dozen in Kansas, Missouri, Illinois, and elsewhere, during the summer of 1904. On sowing them in my experiment garden, I observed them to be fairly distinct, each constituting a sharply defined type. The form which is the most common throughout the United States is not the same as the one introduced into Europe, neither for *O. biennis* nor for *O. muricata*, as has also been pointed out by MacDougal for *O. biennis*.

---

1) Die Mutationstheorie 2 : 429.

All these numerous elementary species agree with one another in a most interesting character. Their anthers touch the stigma, open themselves in the bud and produce fertilization before the flower opens. The process is almost entirely finished before the insects are admitted. Crosses seem to be very rare in nature, although they do occur, since I collected the hybrid of *O. muricata* and *O. biennis* in the dunes near Amsterdam, and even more than once. A simple means of pure self-fertilization may be derived from this pollination within the bud. I cut the buds of our *O. biennis* one or two hours before opening, cutting through the middle of the tube, and the pods developed as strongly and produced as many good seeds as those whose flowers were allowed to be visited by bees. The flowers of *O. Lamarckiana*, *O. Hookeri*, and other large-flowered species, on the contrary, are not fertilized in the buds, but are in need of the help of insects (moths, bees, and bumble-bees).

The specific hybrids of this group of *Onagra* differ in a very conspicuous way from ordinary hybrids in so far as the reciprocal forms often are not identical, but differ widely from one another[1]). Although I have observed this fact in numerous cases, it is not a general rule. The hybrid *O. Lamarckiana* × *gigas* is identical with *O. gigas* × *Lamarckiana.* In the same way the species of the subgenus *Euoenothera* crossed with those of *Onagra* yield uniform hybrids. I crossed the *O. Sellowii* with *O. biennis*, *O. muricata* and *O. Lamarckiana* and observed their reciprocal hybrids to be identical.

Within the group of the *Onagra*'s, however, the reciprocal hybrids are in most cases different and with a few exceptions are more similar to their father than to their mother. They are, as it is called, patroclinous. So it is, for instance, with the reciprocal hybrids of *O. muricata* and *O. biennis* in their subspecies from our European dunes. The *O. muricata* × *biennis* looks like *O. biennis* and might be mistaken for it, since it is broad-leaved and large-flowered. The *O biennis* × *muricata*, on the other hand, is narrow-leaved and small-flowered like its male parent. During the summer of 1907 I cultivated the first and second generations of the latter type and found them uniform, but in almost all respects different from the *O muricata* × *biennis*. Especially the flowers are of a deep yellow and strongly scented, while those of *O. muricata* × *biennis* are pale and faintly scented.

This difference between the reciprocal hybrids is also clearly

1) Die Mutationstheorie 2 : 471.

manifest in the crosses of *O. Lamarckiana* with the types of our dunes. The *O. Lamarckiana* × *biennis* has been described in my *Mutationstheorie* (2: 31) for two generations, the third having only been cultivated in 1907. The *O. Lamarckiana* × *muricata* has been described and figured in the same volume (see page 29), but I have not as yet succeeded in getting a second generation, partly on account of the weakness of the type and partly on account of the general phenomenon of strongly diminished fertility in all these primrose hybrids.

The reciprocals of the two hybrids just mentioned afford the curious and rare phenomenon which I call that of the *twin hybrids*. In crossing one spike of *O. biennis* with the pollen of one plant of *O. Lamarckiana*, one does not get one but two hybrid types. The same holds good for *O. muricata.* These forms are intermediates between the parents and almost alike when seen from a distance, but sharply distinguished when closely examined. These differences are the same whether *O. biennis* or *O. muricata* is the mother plant, the hybrids showing their divergent origin only in apparently subordinate marks. One of the twins has broad and flat leaves of a bright green; I call it *O. laeta.* The other has narrow, more or less furrow-shaped leaves of a grayish green, which are more hairy, and is therefore designated *O. velutina.* These same names may be used to distinguish the twins in all the hybrid combinations in which they may occur.

The twin hybrids, *O. laeta* and *O. velutina,* occur in numerous hybrid combinations where *O. Lamarckiana* or one of its mutants is the pollen parent; as for instance with *O. brevistylis, O. rubrinervis* and *O. nanella.* In these cases they drop, at least in the first generation, the special mark of the mutant-father, and so are the same in all the cases named. The mother plant may be *O. biennis, O. biennis cruciata* (a form of *O. biennis* with linear petals which occurs in the dunes of Holland), *O. muricata,* or some other species of *Onagra,* although not all of them are capable of producing twins.

In the cases named the twins are widely different from their reciprocal hybrids, but closely related between themselves. Their characters often show transgressive fluctuability, and as a result of this they are more easily distinguished at some periods of their life than at others. The better the culture and the stouter the plants, the larger and more striking are the differences. Especially specimens which contrive to make a large rosette of root leaves before they send up their stem, and therefore begin flowering only late in

the fall, are liable to display their differential marks in a most striking manner.

The twins are usually produced from the same cross in about equal numbers. On account of their highly diminished fertility it is difficult to get large cultures of their progeny, for even when the pods are large and contain an apparently full supply of seed, the germinating percentage is often very small. The following figures, however, will suffice to state the fact.

Table I

O. laeta and *O. velutina* in first generation

Mother	Father	Number of progeny	Percentage of *laeta*	Percentage of *velutina*
O. biennis	× *O. brevistylis*	85	47	53
O. biennis	× *O. rubrinervis*	50	42	58
O. b. cruciata	× *O. brevistylis*	91	48	52
O. muricata	× *O. Lamarckiana*	58	61	39
O. muricata	× *O. brevistylis*	120	59	41
O. muricata	× *O. nanella*..........	59	58	42
	Average		52	48

In this experiment the parents have been those described above, and the crosses have been made by myself in the summer of 1905. The countings have been made during the flowering-season of 1907, only a small part of each of the cultures having remained rosettes; but the distinguishing marks in these were as evident in the fall, as those of the flowering plants. Some crosses, tried in previous years, had given the same results and prepared the method for an exact counting.

In the young plants, before the sending-up of the stems, it is of course easy to count far larger numbers of plants, but the influence of transgressive fluctuability is somewhat greater. I counted for *O. biennis* × *brevistylis* 287, for *O. biennis* × *Lamarckiana* 347, and for *O. biennis cruciata* × *brevistylis* 208 seedlings, and found 55 per cent., 60 per cent., and 64 per cent., or on an average 60 per cent. specimens of *O. velutina*, the remaining 40 per cent. being *O. laeta*. The figures, although from the cause given not as exact as those given above, evidently confirm the result.

Tried in the second generation, from artificially and purely self-pollinated seed, each of the twins yields a uniform progeny, with exactly the same characters as its parent. Therefore they may be considered as constant hybrid races. I made the majority of the

crosses of the following table in 1903; had the first generation, which often consisted of only a few specimens on account of the diminished fertility, in 1905; and counted the forms in the second generation during the flowering-period of 1907. Most of the plants were counted in full flower, some of them, however, in the condition of rosettes of root leaves. Only for *O. muricata* × *brevistylis* the cross was made in 1905 and the second generation grown in 1906.

Table II

Constancy of *O. laeta* and *O. velutina* in second generation

Cross	First generation	Second generation *laeta*	Second generation *velutina*
O. biennis × *Lamarckiana*	*laeta*	13	0
	velutina	0	9
O. biennis cruciata × *Lamarckiana*	*laeta*	19	0
	velutina	0	3
O. muricata × *Lamarckiana*	*laeta*	4	0
	velutina	0	53
O. biennis × *rubrinervis*	*laeta*	30	0
	velutina	0	6
O. biennis cruciata × *rubrinervis*	*laeta*	22	0
	velutina	0	3
O. muricata × *brevistylis*	*laeta*	34	0
	velutina	0	57
Total		122	131

I also tried this result by counting seedling plants as soon as they clearly showed their differentiating marks. From *O. laeta* seed I got only *laeta*; from *O. velutina* seed only *velutina*. The observed cases for *O. laeta* were: *O. biennis* × *rubrinervis* (150), *O. biennis cruciata* × *Lamarckiana* (18), the same × *O. rubrinervis* (143); and for *O. velutina*, *O. muricata* × *Lamarckiana* (126), the same × *O. rubrinervis* (195), and the same × *O. brevistylis* (190). The figures in parentheses show the number of seedlings observed; together they give 311 seedlings of *O. laeta* and 511 of *O. velutina*.

It should be stated here that in the cross between *O. muricata* and *O. brevistylis* the character of the last-named species followed the Mendelian law in the case of both of the twins. The 34 *O. laeta* contained 30 per cent., and the 57 *O. velutina* 21 per cent., together also 26 per cent., of short-styled individuals, which bore in their leaves and flower-buds and in the flattened lobes of their stigma all

the characteristics of their male grandparent. The *O. brevistylis* character is thereby shown to be independent of the hereditary units which cause the production of the twins.

The third and fourth generations have been cultivated in only one case, as yet, which was a cross made between *O. muricata* and the pollen of *O. Lamarckiana* in 1901. The *O. laeta* in this case was entirely sterile, and so only the *O. velutina* could be studied. It gave a constant progeny of small extent, the fertility in artificial self-pollination remaining in a diminished condition.

Table III

Constancy of *O. velutina* during four generations

Cross of *O. muricata* × *O. Lamarckiana*

Generation	*O. laeta*	*O. velutina*	*O. laeta* from *O. velutina*
Cross, 1901	—	—	—
1st generation, 1902	35 (sterile)	35	—
2nd generation, 1903–4	—	27	0
3rd generation, 1905	—	53	0
4th generation, 1907	—	60	0

All in all 175 plants were observed, all bearing the same characters.

The phenomenon of twin hybrids seems to be very rare in plants. There can be no doubt that its occurrence in *Oenothera Lamarckiana* is intimately connected with at least part of the special manner in which this species displays its mutability. The production of some of the mutants seems to be quite dependent upon it, though that of others is independent. But I must reserve an account of my experiments on this point for another occasion.

SUMMARY.

1. Hybrids between members of the group *Onagra* or the *O. biennis* group of the evening primroses are, as a rule, constant in succeeding generations. An exception is *O. brevistylis*, the character of which follows Mendel's law.

2. The reciprocal hybrids of this group are, as a rule, unlike one another, and mostly patroclinous.

3. In many cases, where *O. Lamarckiana* or one of its derivatives is the father, two forms of hybrids are produced instead of one. These forms may be called twin hybrids.

4. One of the twins is broad and smooth-leaved and is called *O.*

laeta; the other is more hairy and has furrow-shaped leaves, and is designated as *O. velutina.*

5. *O. laeta* and *O. velutina* are produced by the combinations *O. biennis* × *Lamarckiana* and *O. muricata* × *Lamarckiana*, and by those of some of their derivatives.

6. They are produced in about equal numbers.

7. They remain constant in the second generation. In the only ascertained case they also showed themselves so in the following generations.

Amsterdam.

(Botanical Gazette 44: 401–407, December 1907.)

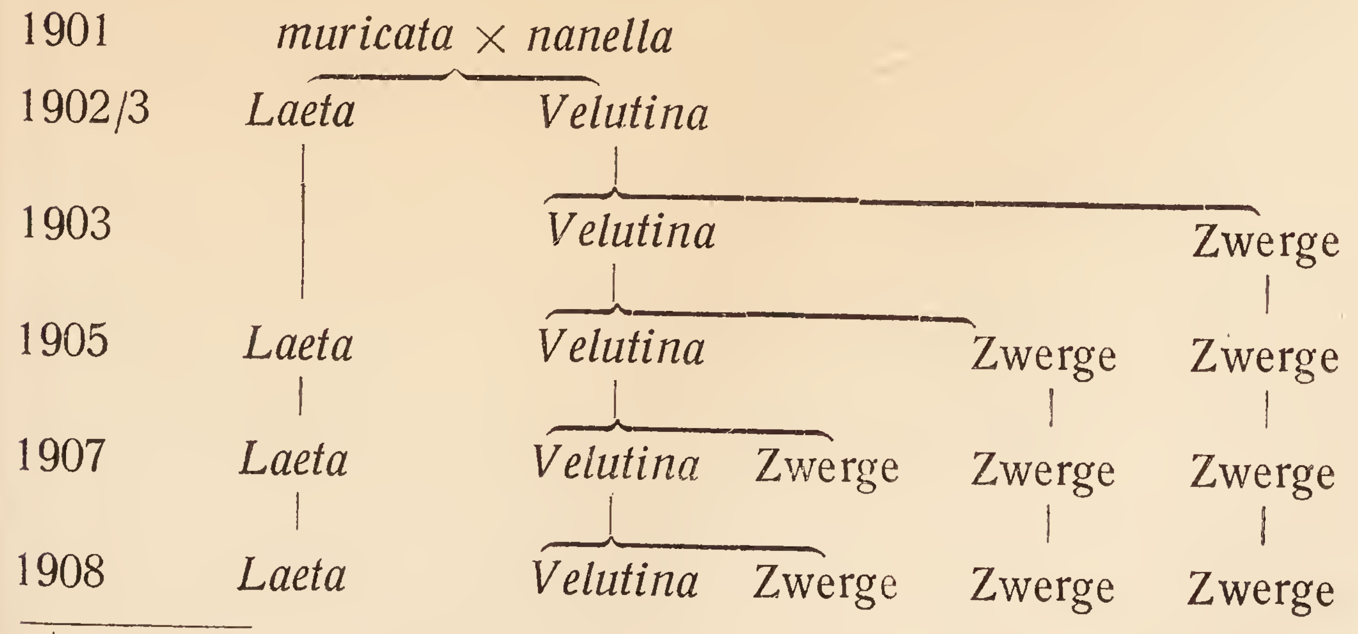
UEBER DIE ZWILLINGSBASTARDE VON OENOTHERA NANELLA.

Wenn man *Oenothera Lamarckiana* mit einer verwandten Art kreuzt, so entstehen in manchen Fällen aus derselben Kreuzung zwei verschiedene Bastarde[1]). Sie unterscheiden sich von einander namentlich durch die Blätter. Diese sind bei der einen Form, der *Laeta*, breit, glatt und glänzend grün, bei der anderen, der *Velutina*, aber schmal, rinnig und graugrün. Die *Laeta* hat gewöhnlich nur spärlichen, oft kaum ausreichenden Blüthenstaub, während der Pollen der *Velutina* reichlich ausgebildet zu sein pflegt. Diese Zwillingsbastarde entstehen aus einer und derselben Kreuzung in ungefähr gleicher Anzahl. Sie bleiben in ihren Nachkommen constant, wie denn überhaupt die Bastarde der Oenotheren constant zu sein pflegen. Eine Ausnahme bildet bekanntlich nur die *O. brevistylis*, welche sich nach der Mendel'schen Regel spaltet[2]).

Benutzt man für die Kreuzung *Oenothera nanella*, anstatt *O. Lamarckiana*, so entstehen dieselben Zwillinge, während sich das Zwergmerkmal in der ersten Generation latent verhält (*Opera VI*, p. 474). In den folgenden Generationen erscheint es aber wieder, und zwar in denen der *Velutina*, nicht aber in den Nachkommen der *Laeta*. Einmal abgespaltet sind die Zwerge constant.

Für meinen Versuch wählte ich die *O. muricata* L. und kreuzte sie im Jahre 1901 mit dem Blüthenstaub der *O. nanella*. Die Nachkommen habe ich dann durch fünf Generationen cultivirt. Ich erhielt dabei den folgenden Stammbaum:

Stammbaum von *Oenothera muricata* × *Oenothera nanella.*



1) On Twin Hybrids, *Opera VI*, p. 472.
2) Die Mutationstheorie, Bd. II, S. 151.

Dieser Versuch zeigt, dass die *Laeta* in den weiteren Generationen einförmig und constant bleibt, während die *Velutina* sich alljährlich spaltet. Sie spaltet sich aber nur in Bezug auf das Merkmal der Statur; alle übrigen Merkmale, welche ihren *Velutina*-Charakter ausmachen, bleiben auch in den Zwergen erhalten. Diese sind also keine reinen *O. nanella*; sie haben zwar dieselbe Höhe, sind aber graugrün und haben rinnige Blätter und kleine sich selbst befruchtende Blüthen. Sie sollen deshalb mit einem besonderen Namen belegt werden und *Oenothera murinella* heissen. Dieser Name ist nach der auch sonst für Bastarde üblichen Nomenklatur aus *muricata* und *nanella* abgeleitet.

Die für meine Versuche benutzte *O. muricata* ist die in den Dünen Hollands und sonst in Europa allgemein wachsende Form, welche vor etwa zwei Jahrhunderten aus Canada eingeführt worden ist. Sie ist wahrscheinlich die Form, auf welche Linné seine Beschreibung gegründet hat. Andere Unterarten derselben ziemlich polymorphen Grossart sammelte ich in Illinois, Kansas, Indiana und sonst in den Vereinigten Staaten. Die *O. nanella* entnahm ich der im Jahre 1895 durch Mutation in meinem Garten aus *O. Lamarckiana* hervorgegangenen und seitdem constanten Rasse.

Die im Jahre 1901 gemachte Kreuzung habe ich 1905 und 1907 mit Pflanzen von gleicher Herkunft wiederholt, um die Zusammensetzung der ersten und zweiten Generation eingehender studiren zu können. Die Samen der 1905 gemachten Kreuzung säete ich theilweise 1907, theils aber 1908 aus.

Tabelle I.

Zusammensetzung der ersten Generation der Bastarde von *O. muricata* × *O. nanella*.

Kreuzung	Cultur	Anzahl der Exemplare	*Laeta* in %	*Velutina* in %	Zwerge
1901	1902	24	25	75	0
1905	1907	59	58	42	0
1905	1908	75	48	52	0
1907	1908	80	51	49	0
	Zusammen	238	49 %	51 %	0

Die Anzahl der Exemplare im Jahre 1902 war offenbar eine zu geringe für eine genaue Ermittelung des Procentsatzes. Es waren 24 blühende Pflanzen, während ich im ganzen 228 junge Individuen

erzog, unter denen ich mich überzeugen konnte, dass Zwerge durchaus fehlten.

Aus dieser Tabelle ersieht man, dass *die Zwillingsbastarde in annähernd gleicher Anzahl entstehen und dass in der ersten Generation keine Zwerge auftreten.*

Wie bereits bemerkt wurde, hat die *Laeta* oft kaum ausreichenden Pollen. Dementsprechend setzten die Pflanzen aus der ersten Kreuzung bei künstlicher Selbstbefruchtung im ersten Jahre überhaupt keine Samen an und gelang es mir nur, aus einem zweijährigen Exemplare, also 1903, einige Samen zu gewinnen. Von diesen keimten nur drei; zwei von ihnen haben geblüht, während das dritte bis zum Winter eine Rosette blieb. Alle drei waren *Laeta*. Die aus der zweiten Kreuzung im Jahre 1907 hervorgegangenen *Laeta* setzten etwas mehr Samen an, und aus ihnen erhielt ich vierzig blühende Pflanzen der zweiten Generation. Alle waren *Laeta*; Zwerge gab es nicht. Die dritte und vierte Generation cultivirte ich 1907 und 1908 in 57 resp. 120 Exemplaren, von denen die meisten geblüht haben. Alle waren *Laeta* von hoher Statur.

Die Anzahl der cultivirten Exemplare beträgt also für die 2., 3. und 4. Generation 43 + 57 + 120 = 220. *Sie beweisen die völlige Constanz und Einförmigkeit dieser Linie.*

Im Sommer 1908, als die *Laeta*-Pflanzen alle besonders kräftig und schön waren, Hunderte von Blüthen entfalteten, und im September eine Höhe von über zwei Meter erreichten, habe ich die erste, zweite und vierte Generation genau miteinander und mit den *Laeta*-Abkömmlingen aus der Kreuzung von *O. muricata* mit *O. Lamarckiana* verglichen. Sie bildeten alle zusammen nur einen Typus, der durch breite, glatte, glänzend grüne, flach ausgebreitete Blätter und Bracteen, durch dünne Blüthenknospen, dünne reingrüne, schwach kegelförmige unreife Früchte mit vier deutlichen Zähnchen und durch spärlichen Blüthenstaub in den gut ausgebildeten Antheren scharf und deutlich von der *Velutina* verschieden war. Die letztere ist, sowohl aus *O. muricata* × *nanella* als aus *O. muricata* × *Lamarckiana*, stets etwas weniger hoch und stärker behaart, was namentlich auf den jungen Früchten auffällt. Durch diese Behaarung sind die Blätter mehr oder weniger grau grün, doch zeichnen sie sich am meisten durch die rinnige Zusammenbiegung entlang dem Hauptnerven aus. Auch sind sie meist abwärtsgerichtet, statt auswärts. Die Blüthenknospen sind dick, rund, röthlich angelaufen; die unreifen Früchte im oberen Theile zusammen gedrückt, wie geschnabelt. Alle diese Merkmale unterliegen einer stark fluctu-

irenden Variabilität, welche bisweilen transgressiv ist, und so die Entscheidung für die an der Grenze stehenden Individuen erschwert. In Gruppen von 20—30 oder mehr Exemplaren sind die Unterschiede aber stets klar und unzweifelhaft.

Die *Velutina* habe ich aus der 1901 gemachten Kreuzung während fünf Generationen cultivirt. Mit Ausnahme der ersten traten stets Zwerge auf, trotz der künstlichen Selbstbefruchtung. Die Zwerge haben, abgesehen von der Statur, die Merkmale der *Velutina* und fallen namentlich durch die rinnigen Blätter von graugrüner Farbe auf. Ihre Blüthen sind im Anfang des Sommers von derselben Grösse wie diejenigen ihrer hohen Schwester. Die Zwerge fangen aber schon bei 10—15 cm Höhe an zu blühen und erreichen am Schluss der Blüthezeit selten mehr als 50 cm Höhe.

Ich fand die folgenden Zahlenverhältnisse:

Tabelle II.

Spaltung der *Velutina* während der zweiten bis fünften Generation.

Generation	Cultur	Anzahl der Samenträger	Anzahl der Exemplare	Exemplare m. hoh. Stat. in %	Zwerge in %
2.	1903	3	106	48	52
3.	1905	2	241	44	56
4.	1907	4	492	36	64
5.	1908	2	116	29	71
	Zusammen	11	955	38 %	62 %

Man ersieht aus dieser Tabelle, dass die *Velutina* bei reiner Befruchtung alljährlich Zwerge abspaltet und zwar in einem nur wenig wechselnden Verhältnisse. Etwas mehr als die Hälfte der Individuen werden jährlich zu Zwergen. Die Nachkommen der elf Samenträger wurden jedesmal getrennt untersucht; in allen trat dieselbe Spaltung auf.

Die Zwerge habe ich in zwei Linien auf ihre Constanz geprüft. In der ersten erhielt ich aus fünf selbstbefruchteten Zwergen des Jahres 1903 zusammen 23 Samen und Pflanzen, und in den beiden folgenden Generationen 137 und 58 Individuen, zusammen also 218 Exemplare, welche ausnahmslos *Murinella* waren. In der zweiten Linie befruchtete ich 1905 und 1907 jedesmal zwei Zwerge und erhielt in der zweiten Generation 269 und in der dritten 59 Individuen, welche gleichfalls alle *Murinella* waren. Im ganzen *wurde die Constanz der Zwerge somit in 536 Exemplaren geprüft.*

Zusammenfassend folgere ich aus dem Mitgetheilten:

1. Die erste Generation aus der Kreuzung *O. muricata* × *O. nanella* besteht zu annähernd gleichen Theilen aus *Laeta* und *Velutina*.

2. Die *Laeta* bleibt in weiteren Generationen constant.

3. Die *Velutina* spaltet alljährlich etwa zur Hälfte Zwerge ab, welche übrigens dieselben Merkmale führen.

4. Die Zwerge bleiben nach ihrer Abspaltung in den weiteren Generationen constant.

Es entsteht nun die Frage, durch welche Ursachen die Spaltung der *Velutina* bedingt wird. Um diese zu beantworten, habe ich im Sommer 1905 in der dritten Generation einige Kreuzungen ausgeführt. Ich ging dabei von den folgenden Ueberlegungen aus:

Bei den Mendel'schen Kreuzungen erhält man ein Verhältniss von je 50 %, wenn man einen Bastard mit einem seiner Eltern kreuzt. Es handelt sich um die bekannte, für ein einzelnes Merkmal geltende Formel (a × b) × a. Obgleich die Oenotheren nun im allgemeinen den Mendel'schen Regeln nicht folgen, dürfte hier dennoch ein analoger Fall vorliegen.

Diese Folgerung ergiebt nun, dass in erster Linie als Erklärung anzunehmen ist, *dass in unserer Velutina die Samenknospen und der Blüthenstaub nicht dieselben erblichen Eigenschaften haben.*

Die einen müssen sich verhalten wie a × b, d. h. wie Bastarde, die anderen wie a, d. h. als reiner Typus; und zwar muss der reine Typus ein solcher sein, dass er mit dem anderen theils Bastarde von hoher Statur, theils Zwerge giebt. Wir werden dadurch dazu geführt, dem reinen Typus die Eigenschaften der Zwerge zuzuschreiben.

Es fragt sich nun zunächst, welches von den beiden Sexualorganen den reinen und welches den Bastardtypus führt. Es leuchtet ein, dass man die ersteren ohne Aenderung des Erfolges durch die entsprechenden Theile der Zwerge, also der *Murinella*, muss ersetzen können. Es handelt sich somit um die Erfolge der reziproken Kreuzungen zwischen der *Velutina* und der *Murinella*.

Vier Exemplare der *Velutina* wurden in der dritten Generation mit dem Blüthenstaub der *Murinella* von gleicher Abstammung unter der üblichen Fürsorge befruchtet. Die Aussaat ergab im Jahre 1907:

Tabelle III.

Kreuzung von *Velutina* mit *Murinella*.

Mütter.	Anzahl der Kinder.	% Zwerge.
Nr. 1	129	69
„ 2	134	56
„ 3	132	61
„ 4	113	59
Zusammen	508	61 %

Dieses Ergebnis stimmt genau mit demjenigen der Tabelle II überein. Der Blüthenstaub der *Velutina* kann also durch denjenigen der Zwerge ersetzt werden, ohne dass dadurch das Ergebniss der Befruchtung geändert würde. Ich folgere daraus, dass *der Pollen der Velutina dieselben erblichen Eigenschaften hat, wie derjenige der Zwerge* von gleicher Abstammung. Zu erinnern ist, dass beide Typen sich nur in Bezug auf die Statur voneinander unterscheiden; alle übrigen Eigenschaften sind in beiden dieselben.

Die reziproke Kreuzung wurde in derselben Cultur an vier Zwergen ausgeführt. Nach Castration und Befruchtung mit dem Blüthenstaub der *Velutina* erhielt ich 58, 56, 115 und 51, zusammen also 280 Keimlinge, welche sämmtlich ausgepflanzt wurden und im Sommer 1907 blühten. Sie waren ausnahmslos Zwerge. Es können also auch in diesem Versuch der Pollen der Zwerge und derjenige der *Velutina* gewechselt werden, ohne Einfluss auf das Ergebniss. Die obige Folgerung findet also hier eine volle Bestätigung.

Die Kreuzung *Velutina* × *Murinella* habe ich 1907 in der vierten Generation wiederholt, sie ergab auf 202 Pflanzen 51 % Zwerge.

Kehren wir jetzt zu der oben vorausgesetzten Analogie mit der Formel (a × b) × a zurück, so ergiebt sich, dass *die Eizellen der hohen Velutina Bastardnatur haben (a × b), während der Pollen die reinen erblichen Eigenschaften der Zwerge trägt.* Bei der Selbstbefruchtung entstehen dadurch zur Hälfte die hohen Bastarde und zur anderen Hälfte die reinen, in weiteren Generationen constanten Zwerge.

Eine Bestätigung dieses Ergebnisses gab mir die Kreuzung der *Velutina* mit *O. nanella*, d. h. also mit Zwergen von reiner Abstammung aus *O. Lamarckiana*. Ich habe in der vierten Generation der Bastarde aus *O. muricata* × *O. nanella*, also im Sommer 1907, die *Velutina* mit meiner reinen Rasse von *O. nanella* gekreuzt und erhielt die folgenden Zahlen:

	Anzahl der Kinder.	% Zwerge.
O. velutina × *O. nanella*	253	57
O. nanella × *O. velutina*	33	100

Aus den mitgetheilten Erfahrungen entstand für mich die weitere Frage, wie sich in dieser Beziehung die constante *Laeta* verhält; denn in der Formel (a × b) × a kann a auch das dominierende Merkmal bedeuten und man würde dann in der nächsten Generation die beiden Typen a × b und a nicht voneinander unterscheiden können. Wenn dann in den weiteren Generationen der Pollen stets den reinen Typus führen sollte, auch wenn die Eizellen dem Typus (a × b) entsprächen, so würde bei innerlicher Bastardnatur eine äusserlich constante Rasse entstehen.

Diese vermutete Bastardnatur der Eizellen muss offenbar bei einer Kreuzung mit dem Blüthenstaub der Zwerge ans Licht treten. Sie müssen sich den Zwergen gegenüber entweder verhalten wie die Eizellen der *Velutina* und somit etwa zur Hälfte Zwerge liefern, oder aber es müssen nur Bastarde von hoher Statur entstehen. Es leuchtet ferner ein, dass es gleichgültig sein muss, ob man den Blüthenstaub der *Murinella* oder denjenigen der hohen *Velutina*, oder auch denjenigen der reinen *O. nanella* benutzt. Ich habe diese drei Kreuzungen im Sommer 1907 ausgeführt und dazu theils *Laeta* von der ersten, theils aber solche aus der dritten Generation gewählt.

Tabelle IV.

Befruchtung von *Laeta* mit Blüthenstaub mit Zwergeigenschaften.

			Anzahl der Mütter	Anzahl der Kinder	% Zwerge
Laeta	1. Gen.	× *O. murinella*	1	114	49
,,	3. ,,	× *O.* ,,	1	300	48
,,	3. ,,	× *O.* ,,	2	630	54
,,	1. ,,	× *O. nanella*	1	77	40
,	3. ,,	× *O.* ,,	1	305	61
,,	3. ,,	× *O. velutina*	2	327	50
		Summe und Mittel	8	1753	50 %

Die Eizellen der *Laeta* verhalten sich in diesen Versuchen also so, wie diejenigen der *Velutina* und *haben somit in Bezug auf das Zwergmerkmal gleichfalls Bastardnatur.*

Es ergiebt sich hieraus die merkwürdige Folgerung, dass äusserliche Constanz einer Rasse nicht immer ein vollgültiger Beweis für beiderseitige Reinheit der Sexualorgane ist.

Nach den obigen Auseinandersetzungen ist nun anzunehmen, dass

der Blüthenstaub der *Laeta* in Bezug auf das Statur-Merkmal die erblichen Eigenschaften der hohen Formen führt und bei Kreuzungen über die Bastardnatur der Eizellen dominirt.

Würden diese Kreuzungen den Mendel'schen Regeln folgen, so lässt sich berechnen, dass in der dritten Generation nur ein Viertel der Individuen Eizellen von Bastardnatur haben sollten. In der obigen Tabelle sind aber sechs Individuen der dritten Generation verzeichnet, welche alle dieselbe Spaltung zeigten.

Dass die Erblichkeits-Verhältnisse trotz der Uebereinstimmung in einigen Punkten hier wesentlich anderer Natur sind[1]), lässt sich in einfacher Weise durch Ausführung der reziproken Kreuzungen beweisen. Ich habe diese im Sommer 1907 in derselben Weise ausgeführt, wie die Versuche der Tabelle IV.

Tabelle V.
Befruchtung von Zwergen mit *Laeta*.

	Anzahl der Mütter.	Anzahl der Kinder	% Zwerge
O. murinella × *Laeta* 1. Gen.	5	40	100
O. ,, × ,, 3. ,,	2	52	100
O. nanella × ,, 1. ,,	1	134	100
Zusammen	8	226	100

Der Blüthenstaub der *Laeta giebt mit Zwergen* also keine Bastarde hoher Statur, sondern *nur Zwerge*. Er ist also den reinen Sexualzellen der Zwerge gegenüber recessiv, während er über die Bastardnatur der eigenen Eizellen dominiert.

Zusammenfassend folgere ich aus dem letzten Theile dieses Aufsatzes für die Nachkommen der Kreuzung *O. muricata* × *O. nanella* das Folgende:

1. Die Eizellen der constanten *Laeta* und der sich spaltenden *Velutina* haben Bastardnatur und geben dementsprechend mit Blüthenstaub von Zwergen etwa zur Hälfte hohe Nachkommen und zur Hälfte Zwerge.

2. Der Blüthenstaub der *Velutina* hat die reinen erblichen Zwerg-Eigenschaften.

3. Der Blüthenstaub der *Laeta* hat die erblichen Eigenschaften der hohen Statur. Diese dominiren über die Bastardnatur der eigenen Eizellen, sind aber den Eizellen reiner Zwerge gegenüber recessiv.

1) Vgl. Die Mutationstheorie, Bd. II.

(Berichte der Deutsch. Botan. Ges., Jahrg. 1908, Bd. XXVIa, S. 667.)

BASTARDE VON OENOTHERA GIGAS.

Im zweiten Bande meiner „Mutations-Theorie" habe ich gezeigt, dass es im wesentlichen drei Haupttypen von Bastarden giebt. Die betreffenden Kreuzungen habe ich als unisexuelle und bisexuelle, sowie als Mutations-Kreuzungen unterschieden.

Seit dem Erscheinen jenes Werkes und der ihm vorausgeschickten vorläufigen Mittheilungen sind die bisexuellen Kreuzungen allgemein Gegenstand der Forschung geworden, während die beiden anderen Gruppen nur wenig Berücksichtigung gefunden haben. Die bisexuellen Bastarde spalten sich in der zweiten und den folgenden Generationen und folgen dabei den Mendelschen Gesetzen. Material für dieses Studium liefern vorzugsweise die domesticierten Thiere und die im Grossen cultivirten landwirthschaftlichen und Gartenpflanzen. Die Cultur hat ja bei ihnen vorwiegend eine sehr bedeutende Anhäufung von Varietäten in den einzelnen Arten erzielt und es sind gerade solche Varietäten, welche den erwähnten Gesetzen folgen.

Die unisexuellen Kreuzungen geben gar häufig sterile Bastarde. Ihre Bastarde pflegen zwischen beiden Eltern intermediär zu sein, und wenn sie fertil sind, constante Rassen darzustellen. Sie treten namentlich bei Kreuzungen von wildwachsenden Arten auf. Ihre Constanz bezieht sich häufig nur auf einen Theil der Merkmale, während andere, welche sich in den Nachkommen spalten, diese Constanz mehr oder weniger verdecken.

Während sowohl die unisexuellen wie die bisexuellen Kreuzungen eine einförmige erste Generation geben, ist dieses bei den Mutations-Kreuzungen nicht der Fall. Hier treten die beiden elterlichen Typen schon in dieser getrennt nebeneinander auf. Sie können dann beide in der zweiten und den folgenden Generationen constante Rassen bilden oder es können wiederum Spaltungen auftreten. Bisweilen wird in der ersten Generation neben den elterlichen Typen auch derjenige der gemeinschaftlichen Vorfahren sichtbar (z. B. bei *Oenothera lata* × *nanella*). Diese sehr mannigfaltige Gruppe von Erscheinungen beruht wohl auf einer Assoziation der betreffenden

Pangene und die Mutations-Kreuzungen können daher auch Assoziations-Kreuzungen genannt werden[1]).

Unter den wildwachsenden Pflanzen eignet sich für ein vergleichendes Studium dieser Bastardtypen die amerikanische Gattung *Oenothera* ganz besonders, da sie Beispiele aus den drei Hauptgruppen umfasst. Ihre Arten sind zwar teilweise in Gärten vertreten und in Europa auch aus solchen verwildert, aber sie sind, soweit bekannt, durch die Cultur nicht verändert, und namentlich nicht mit Varietäten bereichert worden. Wohl findet man in botanischen Gärten vielfach Bastarde zwischen den einzelnen Arten. Diese sind meist constante Rassen, aber bisweilen auch variabel in bezug auf einzelne Merkmale (z. B. die Petalen der *Oen. cruciata*).

In dem genannten Werke habe ich die *Oenothera brevistylis* als einen Fall von bisexueller Kreuzung und die Bastarde zwischen *Oenothera Lamarckiana, lata, nanella, rubrinervis* und anderen als Beispiele von Mutationskreuzungen ausführlich behandelt. Daneben wurde ein einzelner vorläufiger Versuch mit *Oenothera gigas* beschrieben, in welchem aus einer Kreuzung mit *O. Lamarckiana* eine einförmige Nachkommenschaft entstand (l. c. II, p. 420).

Die Bastarde von *Oenothera gigas* haben inzwischen durch die Entdeckung von Miss A. Lutz in Cold Spring Harbor ein ganz besonderes Interesse gewonnen[2]). Sie fand, dass diese in meinem Versuchsgarten im Jahre 1895 entstandene neue Art die doppelte Anzahl Chromosomen hat in Bezug auf ihre Mutterart. Während *O. Lamarckiana* nach den übereinstimmenden Erfahrungen von Gates[3]) und Geerts[4]) in den vegetativen Kernen 14 Chromosomen führt, fand Miss Lutz diese Zahl für *O. gigas* auf 28. Sie untersuchte die Wurzelspitzen, und Gates bestätigte ihre Entdeckung für die Pollenmutterzellen[5]). Da die *O. gigas* aus Samen hervorgegangen ist, welche ich im Sommer 1891 im hiesigen Versuchsgarten auf isolirten Individuen von reiner Abstammung gesammelt hatte, muss also die Verdoppelung der Anzahl der Chromosomen in diesem Jahre daselbst stattgefunden haben[6]).

---

1) Die Erscheinung der Zwillingsbastarde gehört wohl auch zu dieser Gruppe. Vgl. On Twin hybrids, *Opera VI*, S. 472 und Ueber Zwillingsbastarde von *Oenothera nanella*, *Opera VI*, S. 479.

2) Science N. S. Bd. 26, S. 151—152, Aug. 1907.

3) Bot. Gazette Bd. 43, S. 81—115, 1907.

4) Berichte d. d. Botan. Ges. Bd. 25, S. 191—195, 1907, und Bd. 26a, S. 608, 1908.

5) Science N. S. Vol. 27, S. 193—195, Jan. 1908.

6) Es ist eine sehr wichtige Frage, ob die Verdoppelung bei dieser

Von hervorragender Wichtigkeit ist nun das Verhalten der Chromosomen in den Bastarden. Gates fand in einem Bastard von *O. lata* (welche 14 Chromosomen führt) mit *O. gigas* (mit 28 Chromosomen) eine mittlere Zahl. Er bestimmte sie namentlich in den generativen Kernen bei der Pollenbildung. Diese enthalten bei den Eltern 7 resp. 14 Chromosomen und er fand für den Bastard 10–11 solcher Gebilde[1]). Für die sich aus dieser merkwürdigen Entdeckung ergebenden Folgerungen verweise ich auf die Arbeiten des genannten Forschers[2]).

Aus den angeführten Gründen dürfte eine Beschreibung der bis jetzt von mir dargestellten Bastarde von *Oenothera gigas* von Interesse sein.

O. gigas × *O. Lamarckiana.* Die Kreuzung wurde im Sommer 1905 auf zweijährigen Pflanzen von *O. gigas* ausgeführt, vorzugsweise mit den Pollen von gleichfalls zweijährigen Individuen von *O. Lamarckiana.* Die Samen wurden theils 1907 und theils 1908 ausgesät und lieferten 32 resp. 30 Exemplare, von denen in jedem Jahre 8 geblüht haben. Einige Rosetten von 1907 wurden überwintert und blühten 1908. Die am frühesten blühende Pflanze von 1907 wurde mit dem eigenen Pollen rein befruchtet und gab eine reichliche Samenernte, aus der ich im nächsten Jahre die zweite Generation erzog.

Die Bastarde der ersten Generation waren alle unter sich gleich, abgesehen von einzelnen schmalblättrigen Individuen, wie sie auch in reinen Culturen von *O. gigas* auftreten. Ich kreuzte *O. gigas* auch mit *O. brevistylis* und erhielt zehn Bastarde, von denen drei blühten (1907). Sie stimmten in allen Merkmalen mit den aus *O. gigas* × *O. Lamarckiana* hervorgegangenen Pflanzen überein.

Die zweite Generation erzog ich im Jahre 1908. Im ganzen hatte ich 224 Pflanzen, von denen 87 geblüht und Früchte gebildet haben. Sie waren alle unter sich gleich und führten genau denselben Typus wie die erste Generation. Der Bastard bildet somit eine constante Rasse.

Mutation durch eine Längsspaltung oder durch Querteilungen erreicht worden ist. Im ersteren Fall würde die *O. gigas* zwei vollständige Sätze von je 14 Chromosomen führen und dürfte jeder einzelne Satz für die Vertretung aller erblichen Eigenschaften genügen. Es würde dieses auf eine ähnliche Erklärung auch für anderweitig beobachtete hohe Chromosomen-Zahlen hinweisen.

1) Science N. S. Vol. 27, S. 193—195, Jan. 1908.

2) Vgl. auch R. R. Gates, A study of the reduction in *Oenothera rubrinervis.* Bot. Gazette Bd. 46, S. 1—4, July 1908.

Die *O. gigas* × *O. Lamarckiana* sind in allen Eigenschaften zwischen den Eltern intermediär. Auf den ersten Blick sind sie der Mutter zum verwechseln ähnlich. Ich cultivirte sie deshalb neben gleich grossen Beeten der beiden Eltern, um sie genau vergleichen zu können. Schon an den jungen Keimpflanzen erkennt man die Unterschiede deutlich. Die Blätter von *O. gigas* sind dann nahezu kreisrund, diejenigen von *O. Lamarckiana* länglich und zugespitzt. Die Blätter des Bastards verbinden bei etwa 4 cm Scheibenlänge die gerundete Basis der Mutter mit der eckigen Spitze des Vaters. Im fünften und sechsten Blatt nach den Cotylen sind diese Verhältnisse am deutlichsten. Nach dem Auspflanzen auf dem Beete nähern sich die Rosetten immer mehr dem Bilde der *O. gigas*, doch bleiben die Blätter im Ganzen und Grossen schmäler und spitzer als diejenigen der Mutter. Meine Cultur hatte in der zweiten Generation keine schmalblättrigen Individuen und war daher auffallend einförmig. Nur gab es zwei Mutanten, welche die Merkmale der *O. nanella* mit denen der *O. gigas* vereinigten. Da aber *O. gigas* selbst alljährlich in *nanella* mutirt, hatte der Bastard dieses Vermögen offenbar von seinen Eltern geerbt. Als die Bastarde ihre Stengel hervortrieben, blieben ihre Merkmale zwischen denen der Eltern intermediär. Auffallend war solches in den Blüthenknospen und den Blüthen. Die ersteren sind bei *O. gigas* sehr dick (1,5 cm), bei *O. Lamarckiana* verhältnissmässig dünn (1,0 cm). Beim Bastard hielten sie genau die Mitte (1,2—1,3 cm). Dem entsprechend verhielten sich die Blüthen. Die Petalen der beiden Eltern und des Bastards haben dieselbe Länge (etwa 4—5 cm), doch sind sie bei *O. gigas* bedeutend breiter als bei *O. Lamarckiana* (5,5 cm). Im Bastard näherten sie sich mehr der Mutter als dem Vater (7 cm). Im Herbst werden auf den *Oenotheren* die Blüthenknospen schwächer und die Blüthen kleiner. Solches tritt auch auf den Bastarden ein, welche aber auch in dieser Periode mittlere Maasse aufweisen. Die Früchte sind bei *O. gigas* viel kürzer und viel dicker als bei *O. Lamarckiana* und halten beim Bastard in beiden Dimensionen genau die Mitte. Bei freier Bestäubung wachsen sie nahezu alle zu ihrer normalen Grösse heran, doch konnte auf einzelnen künstlich mit den eigenen Pollen befruchteten Samenträgern der zweiten Generation die Form und Grösse mit den frei bestäubten verglichen werden.

Die reziproke Kreuzung habe ich in den Jahren 1903 und 1905 ausgeführt. Sie war deshalb wichtig, weil ja in manchen Fällen auch zwischen guten Arten der *Oenotheren* die reziproken Bastarde einander

ungleich sind[1]). Hier waren sie aber den oben beschriebenen genau gleich. Aus der ersteren Kreuzung hatte ich im Jahre 1905 969 Pflanzen. Im Juni entfernte ich diejenigen, welche den gemeinschaftlichen Typus am sichersten zeigten, und cultivirte die übrigen bis in den Herbst. Abgesehen von einigen wenigen schmalblättrigen Rosetten und einer Zwerg-Mutante waren sie alle unter sich gleich und zwischen den Eltern intermediär. Ich wiederholte die Cultur im nächsten Jahre in geringerer Ausdehnung, aber mit demselben Ergebniss. Aus den 1906 gewonnenen Samen erhielt ich eine zweite Generation, welche aber nur aus drei Pflanzen bestand und also keine Folgerungen gestattete.

Aus dem im Sommer 1905 geernteten Samen meiner Kreuzung *O. Lamarckiana* × *O. gigas* erhielt ich 1907 57 und 1908 123 Exemplare. Zusammen also 180, von denen 23 + 35 = 58 blühten. Auch diese stimmten in allen Beziehungen genau mit den neben ihnen wachsenden reziproken Bastarden überein.

Dieser Bastard ist eine auffallend schöne und sehr reichlich blühende Pflanze. Sie hat eine viel grössere Neigung, im ersten Jahre Stengel zu treiben und zu blühen als die *O. gigas* unter unserm Klima. Sie erreicht aber dieselbe Höhe und öffnet im Sommer täglich meist 3—5 grosse Blumen pro Stengel. Während die Beete der einjährigen *Gigas*-Culturen meist erst spät und sehr unregelmässig zu blühen anfangen, blühten die Bastarde verhältnissmässig früh und gleichzeitig und erhielten sich bis zum October in voller Pracht.

O. gigas × *O. rubrinervis*. Aus einer 1905 gemachten Kreuzung erhielt ich im Sommer 1907 17 Exemplare, von denen die meisten blühten. Sie zeigten, abgesehen von einigen schmalblättrigen Individuen, eine genaue Uebereinstimmung in allen ihren Merkmalen mit den oben beschriebenen Bastarden zwischen *O. gigas* und *O. Lamarckiana*. Die reziproke Kreuzung machte ich in den Jahren 1903 und 1905. Aus der ersten hatte ich im Sommer 1907 51 Exemplare und aus der zweiten in den Jahren 1906, 1907 und 1908 32, 47 und 106, zusammen also 185 Individuen, von denen einige blühten. andere zu spät ihre Stengel trieben und noch andere nur das Rosettenstadium erreichten. Sie stimmten ausnahmslos und in allen Eigenschaften mit den oben beschriebenen Bastarden von *O. gigas* und *O. Lamarckiana* überein. Es geht hieraus hervor, dass die Merkmale von *O. rubrinervis* in diesen Bastarden latent werden, während

1) Die Mutationstheorie II, S. 471, Note.

diejenigen der *O. gigas* deutlich zum Vorschein treten. Diese beiden neuen Arten verhalten sich also hier, wie auch sonst, durchaus verschieden.

O. lata × *O. gigas.* *Oenothera lata* verhält sich bei Kreuzungen ganz eigenthümlich, indem sie ihren eigenen Typus, mehr oder weniger deutlich mit dem des anderen Elters verbunden, in einer grösseren oder kleineren Gruppe der Individuen der ersten Generation wiederholt. Bei den Kreuzungen mit *O. Lamarckiana, O. brevistylis* und *O. nanella* umfasst diese Gruppe etwa 25 %, bei Kreuzungen mit *O. biennis* und *O. hirtella* hingegen etwa 50 % (Mut.-Theorie II, S. 405, 421, 441 und 475). Mit *O. strigosa* ergab *O. lata* 27 %, mit einer amerikanischen Form von *O. biennis* 31 % und mit *O. Hookeri* 11 % Pflanzen mit dem mütterlichen Typus[1]). In ähnlicher Weise verhalten sich die aus der Kreuzung von *O. lata* mit *O. gigas* gewonnenen Bastarde.

Diese Kreuzung führte ich im Sommer 1905 aus, indem ich die staublosen Blüthen der *O. lata* ohne sie zu castriren mittels Pergamindüten gegen Insectenbesuch schützte. Die Samen säte ich theilweise 1907, zum kleineren Theil auch 1908 aus. Im Sommer 1907 erzog ich 133 Pflanzen, welche schon im Juli deutlich zwei Typen zeigten. 68 Exemplare zeigten gleichzeitig die Merkmale beider Eltern, während die übrigen 65 keine Spur von *lata*-Eigenschaften verriethen, sondern genau den Bastarden von *O. Lamarckiana* × *O. gigas* glichen. Das Verhältnis war somit 51 und 49 %, und stimmt mit dem für die Kreuzung von *O. lata* × *O. biennis* gefundenen auffallend überein. Nahezu alle *lata-gigas*-Pflanzen gelangten im September zur Blüthe, nebst einer gewissen Anzahl von Exemplaren des anderen Typus, zusammen etwas mehr als die Hälfte der Individuen (45 *lata-gigas* + 28 vom zweiten Typus = 73 blühende Pflanzen). Es zeigte sich hierin ein Uebergewicht der Mutter (der meist einjährigen *O. lata*) in dem einen, und des Vaters (der vorwiegend zweijährigen *O. gigas*) in dem andern Fall. Die *lata-gigas*-Pflanzen glichen auch in den sonstigen Merkmalen, während ihrer ganzen Entwickelung, mehr der Mutter als dem Vater, jedoch hatten sie kräftigere und dickere Stämme, mit steifen aufrechten Gipfeln, und viel dickere Blüthenknospen als die normale *O. lata.* Sie führten in vielen Blüthen etwas guten Blüthenstaub, während die *O. lata* selbst keinen Pollen hat. Doch blühten sie zu spät um noch Samen reifen zu können. Die Cultur von 1890 wiederholte

---

1) On Triple Hybrids. *Opera VI,* S. 496.

die beiden Typen in demselben Verhältniss und mit denselben Merkmalen.

Dieser obgleich geringe Gehalt an Pollen ist deshalb wichtig, weil die *lata*-Bastarde mit *O. biennis, O. strigosa* und *O. Hookeri* gleichfalls etwas Pollen führen (bei *O. lata* × *O. Hookeri* sogar reichlich), nicht aber die *lata*-Bastarde von *Lamarckiana, brevistylis* und *nanella*. Die *O. gigas* verhält sich also hier, der *O. lata* gegenüber, als eine scharf getrennte Art, und nicht etwa als eine Varietät der *O. Lamarckiana.*

O. biennis × *O. gigas.* Diese Kreuzung habe ich in den Jahren 1903, 1905 und 1907 ausgeführt; die reziproke in 1905 und 1907. Jedesmal erhielt ich nur schwach ausgebildete Früchte mit geringem Samenansatz. Die erste Verbindung gab mir 3 + 59 + 22 Pflanzen, die umgekehrte 34 + 32 Individuen. Zusammen also 150 Exemplare. Von diesen haben geblüht 34 + 11 = 45 *biennis* × *gigas* und 2 + 7 = 9 einjährige *gigas* × *biennis*, während die übrigen meist Rosetten blieben. Von den *gigas* × *biennis*-Rosetten überwinterte ich sechs Exemplare, welche im Sommer 1908 blühten. Zusammen also 60 blühende Pflanzen.

Sowohl diese als die Rosetten führten alle genau denselben Typus. Dieser war intermediär zwischen *O. biennis* und *O. gigas* und nicht zwischen *O. biennis* und *O. Lamarckiana*, wie solches bei anderen Mutanten der Fall ist. Es fiel dieses namentlich an den Wurzelblättern auf, welche nahezu ebenso gross und breit waren wie bei *O. gigas*, dagegen die röthlichen Nerven der *O. biennis* zeigten. Die Blüthenknospen sind ebenso dick wie bei *O. Lamarckiana* × *gigas*, doch sind die Blüthen bedeutend kleiner. Die Griffel sind kürzer und tragen die Narben zwischen den Antheren, wodurch Selbstbestäubung ermöglicht wird. Die Früchte sind nach Bestäubung mit *O. Lamarckiana* gut ausgebildet, kleiner und in dickerer Aehre zusammengedrückt als bei *O. Lamarckiana* × *O. gigas*. Die bis jetzt mit dem eigenen Pollen befruchteten Bastarde bildeten keine oder doch nahezu keine Samen aus.

O. muricata × *O. gigas.* Die beiden reziproken Kreuzungen habe ich in 1905 und 1907 ausgeführt, und die Samen 1907 resp. 1908 ausgesät. Die Ernte war jedesmal sehr gering und gab 49 + 17 = 66 Exemplare von *O. muricata* × *O. gigas* und 9 + 25 = 34 Pflanzen von *O. gigas* × *O. muricata.* Von diesen haben 48 + 14 und 8 + 20, zusammen 90 Exemplare geblüht. Also eine verhältnissmässig viel grössere Anzahl als bei *O. biennis* × *O. gigas*, offenbar wegen der

viel grösseren Leichtigkeit, mit der sich die *O. muricata* selbst einjährig cultiviren lässt.

Gleichfalls unter dem Einflusse der *O. muricata* war bei diesen Bastarden die Anzahl der schmalblättrigen Individuen grösser als in allen anderen Culturen, und waren auch die Blätter der betreffenden Pflanzen oft viel schmäler, nicht selten linienförmig. Die beiden reziproken Gruppen verhielten sich in dieser Beziehung gleich und zeigten auch sonst keine Unterschiede. Es gab bis 25 % schmalblättriger Individuen, von denen die meisten sehr schwach waren und nur spät zu blühen anfingen.

Die breitblättrigen Individuen unterschieden sich von den übrigen beschriebenen Bastardtypen durch etwas schmälere und flachere Blätter von hellgrüner Farbe und etwas kleinere Blüthen. Sie zeigten in diesen Hinsichten die Merkmale der *O. muricata* verbunden mit denen der *O. gigas.* Die Stämme sind aber ebenso dick, die Belaubung ebenso gedrungen und der Wuchs ebenso kräftig wie bei den anderen; es überwiegt in diesen Punkten also der Einfluss der *O. gigas.* Dagegen sind die Griffel kurz und die Narben von den Antheren umgeben. Auch sonst zeigen sie sich in allen Eigenschaften intermediär zwischen den Eltern.

Die bis jetzt erhaltenen Bastarde waren bei Selbstbefruchtung durchaus steril.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. *Oenothera gigas* × *O. Lamarckiana* bildet eine constante, zwischen den beiden Eltern die Mitte haltende Rasse. Intermediäre Bastarde können also auch dann entstehen, wenn der eine der beiden Eltern aus dem andern durch eine einzige Mutation hervorgegangen ist.

2. *O. gigas* × *O. Lamarckiana*, *O. Lamarckiana* × *O. gigas*, *O. gigas* × *O. brevistylis*, *O. gigas* × *O. rubrinervis* und *O. rubrinervis* × *O. gigas* sind äusserlich einander gleich.

3. Die Kreuzung *O. lata* × *O. gigas* giebt zur Hälfte Individuen, welche die Merkmale beider Eltern in sich vereinigen, und zur anderen Hälfte solche, welche den Bastarden zwischen *O. Lamarckiana* und *O. gigas* gleich sind. Es stimmt diese Spaltung mit dem Verhalten der *O. lata* in den meisten bis jetzt untersuchten Kreuzungen überein.

4. Die Bastarde von *O. gigas* mit den in Europa wildwachsenden Formen von *O. biennis* und *O. muricata* stellen Zwischenformen

zwischen den Eltern dar, in denen die Merkmale der *O. gigas* deutlich zutage treten. Die bis jetzt erhaltenen Bastarde aus diesen beiden Gruppen waren gänzlich oder doch nahezu steril, während die beiden genannten Arten mit *O. Lamarckiana* und deren anderen Mutanten fertile Hybriden zu geben pflegen.

5. In allen diesen und in anderen Punkten verhält sich *Oenothera gigas* wie eine gute Art, und nicht wie eine Varietät, was namentlich bei einer Vergleichung mit dem Verhalten der *O. nanella* in den entsprechenden Kreuzungen auffällt.

(Berichte der Deutsch. Botan. Gesellschaft, Jahrg. 1908, Bd. XXVIa, S. 754.)

ON TRIPLE HYBRIDS.

Twin hybrids are produced when the pollen of *Oenothera Lamarckiana* or of one of its derivatives is crossed with the European subspecies of *O. biennis* or of *O. muricata.* These twins appear in about equal numbers and are constant in succeeding generations. One of them, *O. laeta,* is broad and smooth leaved; the other, *O. velutina,* is more hairy and has furrow-shaped leaves[1]).

Triple hybrids may be produced by combining this phenomenon with the hereditary qualities of *O. lata* and *O. scintillans.* Both of them originated in my garden from *O. Lamarckiana. O. lata* is female, its anthers are barren. *O. scintillans* is an inconstant species which repeats its type only in one-third or two thirds of its offspring. Both of them, when pollinated by *O. Lamarckiana,* give a mixed progeny, only part of which is like the mother[2]).

In order to get triplets, therefore, we have to cross *O. lata* or *O. scintillans* with some species which will split them into *laeta* and *velutina* (as it would do *O. Lamarckiana* itself or some others of its mutant species), and which, moreover, does not prevent them from repeating their own type in their progeny. The triplets will then be *O. laeta, O. velutina,* and *O. lata.* The first two will drop the special character of the mutant-parent (*Opera VI,* p. 474), but all three will be intermediate hybrids between *O. Lamarckiana* or *O. lata* and the species used as the other parent.

I found that *O. strigosa* Rydberg, *O. Hookeri* T. and G., and the common American subspecies of *O. biennis* L. comply with these requirements. The experiments to be described in this article are limited to the effects of their pollen on *O. lata* and *O. scintillans.*

O. strigosa Rydb. has very small flowers, of the size of those of *O. muricata,* but in less dense spikes. They open their anthers two or more days before unfolding the corolla, and the pollen comes in contact with the whole outer surface of the stigma and causes fertilization. The leaves are bluish green and furrow-shaped, and the tip is bent sideways. The tops of young shoots, when seen from above, therefore, present the aspect of a wheel with spokes all curved

1) *Opera VI,* p. 472.
2) Die Mutationstheorie. Vols. I and II.

to the left or to the right. This striking feature is repeated, though somewhat reduced, in all of its hybrids and causes them to be easily recognized. I collected seed in the Yellowstone Park in 1904. Another lot was kindly sent to me by Mr. T. D. A. Cockerell from Boulder, Colorado. Of both strains I have since cultivated two generations.

In crossing *O. strigosa* with *O. Lamarckiana*, twins arise which combine the characters of *laeta* and *velutina* with those of *strigosa*. They differ more widely from one another than do the twins of any other cross I have studied up to this time. The *velutina* is almost like the *velutina* of *O. muricata* × *Lamarckiana*, but has the bluish tinge, the more pointed leaves with bent tips, and the wheel-shaped tops of the young shoots described above for *O. strigosa*. The *laeta* from the *strigosa* cross is a very stout plant with very broad leaves (6 cm), blunt at the apex and indented at the base, with smooth surface, and bright green. The flower buds are more narrowly conical than those of *velutina*, the flowers open more widely, the fruits are conical with four sharp and protruding teeth, whereas those of *velutina* are blunt and short. By this mark and by the somewhat narrowed neck of the fruits of *velutina*, the two forms are most easily distinguished when flowering is over. The *laeta* is usually poor, but the *velutina* is rich in pollen.

In contrast to the species previously dealt with, *O. strigosa* produces twins from *O. Lamarckiana* when used as male parent as well as when used as female parent. In these reciprocal crosses both of the twins are identical.

The twins produced by *O. strigosa* from *O. scintillans* and from *O. lata* comply with the description given. They cannot be distinguished from them externally, even when cultivated in large and pure lots.

O. Hookeri T. and G. is a Californian species and is also found in Texas[1]). I collected seeds in the vicinity of Berkeley, California, and another lot was sent to me from Riverside by Mr. Fred M. Reed. It is a striking species, even more beautiful than *O. Lamarckiana*. The flowers are of the same size, protruding their pistils high above the anthers; but the petals are more deeply emarginate at the tip, nearly obcordate, and a paler yellow. The plant is hairy and reddish, and the leaves (especially those of the rosette) are long and narrow.

---

1) *Oen. Hookeri* T. and G. = *Onagra Hookeri* Small = *O. biennis hirsutissima* Gray, Bot. Calif. See H. M. Hall, A botanical survey of San Jacinto Mountain. Univ. Calif. Publ. Bot. 1 : 98. 1902.

With *Lamarckiana* it produces twins identical in both reciprocal crosses and both of them as large-flowered as the parent species. The *laeta* is bright green, with smooth leaves and slender flower buds. The *velutina* is hairy and reddish, with furrow-shaped leaves and thick buds. It flowers more profusely and resembles *O. Hookeri* almost exactly, but is stouter, with dense and richly flowered spikes.

The twins derived by *O. Hookeri* from *O. lata* cannot be distinguished externally from those derived from *O. Lamarckiana.*

The American subspecies of *O. biennis* used for my experiments was collected by me in 1904 at Chicago, near Jackson Park. It seems to be the same form as that which is most common in the eastern states. Other subspecies I have collected in Pennsylvania, Kansas, Missouri, and elsewhere. All of them are quite different from the European form, which is the one used in my *Mutations-Theorie* and in my article on twin hybrids (*Opera VI*, p. 472). A systematic treatment of these numerous forms is still wanting, and therefore I will provisionally designate my strain by the name of its source and call it *Chicago.* Its most curious quality is that of producing twins when combined as a male parent with *O. Lamarckiana* and not when crossed with the pollen of this species. In this respect it is exactly opposite to the European *O. biennis*, and therefore very useful.

The *O. biennis* from Chicago is a taller plant, more richly branched and darker green than the European form. Its flowers are much smaller, sometimes reaching the size of those of *O. muricata*, but deeper yellow. The stigma is surrounded by the anthers which open early in the bud. The *velutina* and *laeta* which it produces from *Lamarckiana* can hardly be distinguished from those produced by the European *O. biennis*, although the leaves are narrower and darker green. I cultivated this strain during three succeeding generations.

O. scintillans and *O. lata* are the mutant species described in my *Mutations-Theorie.* The *scintillans* used originated from *Lamarckiana* seed of 1889 which was sown in 1895. In 1906 I had the fourth generation from continued pure self-fertilizations and used it for my cross. From this same strain the *lata* used in the experiments of this article arose as a mutant in 1901. It was artificially fertilized. My crosses were made with specimens of the second and third generation of its progeny.

I will now describe the crosses from which the triplets resulted.

Oenothera scintillans × *strigosa.* — This cross was made in July, 1907, between two biennial specimens. It yielded a small lot of seed

which was sown the next spring. From it arose 36 *laeta*, 21 *velutina*, 15 *scintillans*, and one *lata*, altogether 73 plants, most of which flowered during the summer. The *laeta* and *velutina* agreed with the description given above; the *lata* was a mutant. The *scintillans* were intermediate hybrids, which had the habit and leaves of the mother parent, or nearly so, but small flowers with the anthers surrounding and touching the stigma like the father. I fertilized all three forms with their own pollen and intend to sow the seed next year.

Oenothera lata × *strigosa*. — This cross was effected in 1905, both parents being annual specimens. I used different plants of *lata* and sowed the seed of one cross in 1906, of another cross in 1907, and a third lot in 1908. I got the following results:

Year	Number of specimens	Percentage *laeta*	Percentage *velutina*	Percentage *lata*
1906	41	36	59	5
1907	47	49	40	11
1908	270	27	34	38
Total......	358	40	33	27

The *laeta* and *velutina* were the same as those from the cross with *Lamarckiana*. I sowed self-fertilized seed from plants of 1906 in 1907; the mothers were *velutina* and gave 113 children, most of which flowered. All of them were *velutina*. In 1907 I self-pollinated some *laeta* and some *velutina* and got 80 and 45 seedlings respectively. The first were all *laeta*, the second lot was uniformly *velutina*. Of each lot 25 specimens were preserved after the sorting period and observed during the time of flowering and ripening of their fruits.

The *lata* were intermediate between *O. lata* and *O. strigosa*. In 1908 I cultivated one half of them in the open and the other under an open glass-covering, both of them with cultures of ordinary *lata* under the same conditions for comparison. The *lata* from the *strigosa* cross had narrower leaves but with the rounded tips; the bracts were broad but less bent downward. The flowers were much smaller than those of the mother, but somewhat larger than those of the father. Their shape resembled that of *O. strigosa*, but the stigma showed, although in a lessened degree, the peculiar hand-shaped form of the ordinary *O. lata*. The anthers touched the stigma, but only with their lower halves. The flower buds were broad, and the tube was relatively short. In all these points and in the other

characters the *lata* hybrids were strikingly intermediate between the two parents. Even the bent tips of the young leaves were to be seen, and at once revealed the father. But the most interesting feature was that of the pollen. *O. lata* is purely female, while *O. strigosa* has the ordinary supply of pollen. The hybrids showed some pollen and a relatively small number of fertile grains. These were, during ordinary weather, insufficient for fertilization, even if the pollen of many flowers was brought upon one stigma. But there were individual fluctuations, and so I succeeded in getting self-fertilized fruits on at least one specimen.

Oenothera lata × *O. biennis Chicago.* — This cross was made in 1905, both parents being annual. Two specimens of *O. lata* were used. I sowed their seed in different lots in the three succeeding years and had the following results:

Year	Number of specimens	Percentage *laeta*	Percentage *velutina*	Percentage *lata*
1906	33	27	70	3
1907	78	34	29	37
1908	167	36	28	35
Total......	278	35	34	31

The *laeta* and the *velutina* were of the description already given. I sowed the self-fertilized seed of 1906 in 1907 and 1908 and had four lots of the second generation. The lots of the first included 69 and 139 individuals, all of which were *laeta*; the sowings of the other strain extended over 38 and 158 samples, all of which were *velutina*. Both of the twins thus complied with the rule of constancy in the second generation. From the lots of 1907 I cultivated in 1908 a third generation comprising 70 children of *laeta* and 90 of *velutina*; both lots were once more uniform and similar to their parents.

The *lata* individuals of this cross were almost similar to those of *O. lata* itself. However, they had the smaller flowers of *O. biennis* with the self-fertilizing position of the stigma, and the long lobes of the father. Their flower buds were intermediate between those of the two parents. In 1906 and 1907 the anthers seemed wholly barren; but in 1908, during the very warm last days of July, they yielded some pollen, which was used partly for self-fertilization, partly for crosses.

O. lata × *Hookeri.* — This cross is the most interesting of all the crosses with *O. lata*, since its *lata* hybrids are almost as rich in pollen

as any other evening primrose. This enabled me to study the second generation of the *lata*, which, in contrast to that of the *laeta* and the *velutina*, repeats the splitting. The yield of the pollen was small in the unfavorable summer of 1907, but large during the hot days of July and August, 1908.

I have made this cross twice, in 1905 and 1907; the parents were annual specimens. I had the following results in the first generation:

Year	Seed of	Number of specimens	Percentage *laeta*	Percentage *velutina*	Percentage *lata*
1907	1905	51	53	39	8
1908	1905	229	45	47	8
1908	1907	72	49	28	22
Total		352	47	42	11

Here also the *laeta* and *velutina* were the same as those from the cross with *Lamarckiana*. I sowed some self-fertilized seed of the *velutina* of 1906, partly in 1907 and partly in 1908, and cultivated from each lot 60 specimens, all of which repeated the *velutina* characters.

The *lata* specimens also were cultivated from seed of 1906 in both succeeding years. Their flowers were as large as those of both parents and intermediate in the tinge of the yellow, the *Hookeri* being paler yellow than the *Lamarckiana* and its *lata*. The anthers did not reach the stigma, which was often hand-shaped. The spike was much denser than that of *Hookeri* but thinner than that of the mother. Stem, veins, and calyx were reddish; and leaves were narrower than in *O. lata*. In all these and in other characters the plants were strikingly *lata*, but with the addition of the differentiating marks of the *Hookeri*.

The self-fertilized seed of the *lata* plants of the first generation gave a mixed progeny, consisting of *velutina* and *lata*, both resembling the types of the first year. No *laeta* specimens were produced. The numbers were the following:

Year	Number of seedlings	Percentage *velutina*	Percentage *lata*
1907.......	53	85	15
1908.......	134	81	19
Total...	187	82	18

From the experiments described the following table may be compiled:

Triple hybrids and their succeeding generations.

Mother	Father	First generation Percentage	Second generation	Third generation
O. scintillans	× *O. strigosa* . .	49 *laeta*		
		29 *velutina*		
		21 *scintillans*		
O. lata	× *O. strigosa* . .	40 *laeta*	80 *laeta*	
		33 *velutina*	158 *velutina*	
		27 *lata*		
O. lata	× *O. bien. Chic.*	35 *laeta*	208 *laeta*	70 *laeta*
		34 *velutina*	196 *velutina*	90 *velut.*
		31 *lata*		
O. lata	× *O. Hookeri* .	47 *laeta*		
		42 *velutina*	120 *velutina*	
		11 *lata*	82 per cent. *velutina*; 18 per cent. *lata*	

Quadruple hybrids. — The discovery of twin and triple hybrids naturally suggests the idea of the possibility of a hybrid quartette. As a matter of fact the experiments did the same. In the case of *O. lata* × *O. biennis* from Chicago a fourth type appeared in one specimen, and in that of *O. lata* × *O. Hookeri* in two specimens. These three plants belonged evidently to the *lata* type, but combined with this the smooth, broad and bright-green leaves of the *laeta*, whereas all the other *latas* of these crosses had gray and furrow-shaped leaves like the *velutina*. The *lata-laeta* of the first cross was sufficiently fertile, but of two of the *Hookeri* cross one had barren anthers and the other only some spare pollen in comparison with the rich supply of pollen in the other *lata* plants of this cross. In this respect, therefore, they also showed the character of the *laeta* type.

It would seem probable that the *lata-laeta* should be produced in the same number as the other *lata*, or *lata-velutina* as we could now call it. But then the *laeta* itself often appears in too small numbers. The cause of this phenomenon has still to be investigated.

Summary.

1. Triple hybrids are produced in crosses of *Oenothera scintillans* and *O. lata* by such species as produce twins from *O. Lamarckiana.*

2. The species investigated are *O. strigosa* Rydb., *O. Hookeri* T. and G., and one of the American subspecies of *O. biennis.*

3. Of the triple hybrids, two are the same as the twins from the corresponding *Lamarckiana* crosses and bear the characters of *O. laeta* and *O. velutina* combined with those of the other parent.

4. The third type resembles the mother (*O. lata* or *O. scintillans*), but in its special marks is also intermediate between its parents.

5. The *laeta* and *velutina* are constant and uniform in their succeeding generations, so far as experience goes. In this respect they follow the rule for the twin hybrids of *O. Lamarckiana.*

6. The *lata*, however, in the only case tried, repeated the splitting after self-fertilization, producing, however, only *lata* and *velutina.*

7. It seems probable that the whole progeny of the crosses named should split up into two equal parts, *laeta* and *velutina*, and that each of them should produce a certain percentage of *lata.* In this way quadruple hybrids would arise.

Amsterdam.

(Botanical Gazette 47 : 1–8, January 1909.)

UEBER DOPPELTREZIPROKE BASTARDE VON OENOTHERA BIENNIS L. UND O. MURICATA L.

Unter den Oenotheren kommt es bekanntlich mehrfach vor, daß die reziproken Bastarde zwischen zwei Arten (also A × B und B × A) einander ungleich sind[1]). Um der Ursache dieser Erscheinung näher kommen zu können, habe ich diese beiden Bastarde nochmals miteinander gekreuzt. Die so erhaltenen Mischlinge entsprechen somit den Formeln AB × BA und BA × AB. Ich nenne sie doppeltreziproke Bastarde.

Für diese Versuche habe ich namentlich *Oenothera biennis* und *O. muricata* benützt und zwar die in Europa jetzt weitverbreiteten Unterarten, welche in Holland namentlich in den Dünen entlang der Küste wachsen. Beide Formen habe ich mit den typischen Exemplaren des Linné'schen Herbars in London verglichen und mich von ihrer Identität überzeugt. Ich werde sie deshalb *O. biennis* L. und *O. muricata* L. nennen. Die erstere wuchs bereits in unseren Dünen zur Zeit als Linné in Holland lebte; die andere wurde aber erst später eingeführt.

O. biennis × *O. muricata* und *O. muricata* × *O. biennis* habe ich beide in vier aufeinanderfolgenden Generationen kultiviert. Sie sind voneinander und von ihren Eltern, sowohl in der Tracht als in den einzelnen Merkmalen, auffallend verschieden und beide stark patroklin, d. h. vorherrschende Ausprägung der vom Vater geerbten Eigenschaften zeigend. Sie sind völlig konstant und einförmig, ohne Spur von Spaltung. *O. biennis* × *O. muricata* hat wie der Vater lange und schmale Blätter, stark nutierende Sproßgipfel und kleine Blumen. Ihr fehlt aber die bläulichgrüne Farbe des Laubes und in allen Merkmalen weicht sie ein wenig in der Richtung des anderen Elters ab. Ihre Stengel sind weich und nur schwach verholzt und werden häufig stellenweise, namentlich im unteren Teil der Blütenrispe, von Fäulnis ergriffen. Ihr Samenertrag ist etwa auf die Hälfte herabgesetzt. Diese Merkmale erhielten sich durch vier Generationen unverändert und traten bei wiederholten Kreuzungen in derselben Weise auf.

O. muricata × *O. biennis* hat breite Blätter und in der Jugend

---

1) Die Mutationstheorie, Bd. 2, S. 471.

dichte Rosetten, gerade Sproßgipfel, normal verholzte und der Fäulnis nicht anheimfallende Stengel und nahezu ebenso große Blumen wie der Vater. Diese stehen aber in einer dichten Rispe und öffnen sich jeden Abend in größerer Zahl, dadurch die Beteiligung der Mutter verratend. Auch hier ist der Samenertrag stark herabgesetzt und auch hier ändern sich die Merkmale im Lauf der Generationen nicht.

Im Sommer 1908 habe ich nun diese beiden reziproken Bastarde miteinander gekreuzt. Es sind dabei offenbar zwei Verbindungen möglich:

O. (*biennis* × *muricata*) × (*muricata* × *biennis*). Ich erzog 25 blühende Exemplare der ersten Generation und aus ihren Samen 28 der zweiten. Daneben eine größere Anzahl von Pflanzen, welche nur bis zum Anfang der Stengelbildung beobachtet, dann aber behufs Raumersparnis entfernt wurden. Alle diese Pflanzen entsprachen dem Typus der *O. biennis*, ohne irgendwelchen Einfluß der *O. muricata* zu verraten. Ich habe sie in beiden Jahren (1909 und 1910) vom Anfang der Keimung bis zur Samenreife genau mit ihren hybriden Eltern und artreinen Großeltern verglichen, fand aber keinen einzigen Punkt, in welchem sie sich von der *O. biennis* unterscheiden. Die Merkmale der *O. muricata* waren somit im doppeltreziproken Bastard völlig ausgeschaltet.

O. (*muricata* × *biennis*) × (*biennis* × *muricata*). Im Sommer 1909 blühten in der ersten Generation 53 Exemplare und im nächsten Jahr 30 in der zweiten. Neben diesen studierte ich noch eine größere Anzahl von Pflanzen bis in den Juli. Beide Generationen waren einförmig und unter sich gleich, und stimmten in jeder Hinsicht mit der reinen *O. muricata* überein. Es waren hier somit die Merkmale der *O. biennis* ausgeschaltet.

Wenn wir jetzt diese beiden Ergebnisse miteinander vergleichen wollen, so ist es bequem, die verschiedenen Stellen in der Formel mit Namen zu belegen. Ich nenne deshalb in BM × MB die beiden äußeren, von B eingenommenen Stellen die peripheren, die beiden inneren, mit M bezeichneten, aber die zentralen. Für die doppeltreziproken Bastarde gibt es dann je einen zentralen Großelter (M in BM × MB und B in MB × BM) und einen peripheren. Wir können nun das Ergebnis so ausdrücken, daß wir sagen, daß die doppeltreziproken Bastarde zum Typus des peripheren Großelters zurückkehren und die Merkmale des zentralen völlig verlieren.

Betrachten wir zunächst die Vererbung der Eigenschaften des peripheren Großelters und wählen wir dazu das erste Beispiel. Es

diente die Eizelle einer *O. biennis* um zu *O. biennis* × *muricata* zu gelangen, und eine Eizelle dieses Bastardes, um den doppeltreziproken zu erreichen. Ebenso diente ein Pollenkorn von *O. biennis* für die Herstellung von *O. muricata* × *biennis*, und ein Pollenkorn dieser Verbindung für die Darstellung des reziproken Bastards. M. a. W. die betreffenden Eigenschaften wurden einerseits stets in den Eizellen übermittelt, andererseits aber stets in den Spermakernen. Die zentrale Art verhält sich aber anders. Hier geht die Vermittlung bei der zweiten (doppeltreziproken) Kreuzung durch das andere Geschlecht als bei der ersten (reziproken), wie man den Formeln leicht entnehmen kann.

Aus diesen Versuchen läßt sich folgern, daß in den Eizellen und den Pollenkörnern nicht dieselben Eigenschaften vererbt werden und daß diejenigen, welche in Pollen vorhanden sind, nicht von den Eizellen übermittelt werden können, während ebensowenig die in den Samenknospen befindlichen vom Pollen übertragen werden können.

Oder in anderen Worten: *Die Merkmale des Großvaters können nicht durch die Mutter und diejenigen der Großmutter, nicht durch den Vater auf die Großkinder übertragen werden.* Jedes Geschlecht hat in *O. biennis* und in *O. muricata* somit besondere Eigenschaften, welche nur in seinen eigenen Sexualzellen, nicht aber in denen des anderen Geschlechtes vererbt werden. Diesen Unterschied zwischen den männlichen und den weiblichen Erbschaften nenne ich die *Heterogamie* der betreffenden Arten.

Wir können dieses noch anders sagen: *O. biennis* ♀ hat andere spezifische Merkmale als *O. biennis* ♂, und dasselbe gilt für *O. muricata*. *O. biennis* ♀ × *O. muricata* ♂ ist also ein Bastard zwischen zwei anderen Arttypen als *O. muricata* ♀ × *O. biennis* ♂, und dieses erklärt uns, weshalb diese beiden reziproken Bastarde einander ungleich sein müssen.

Zu demselben Ergebnis führen Kreuzungen von *O. biennis* mit anderen Arten. Nimmt die *O. biennis* in den doppeltreziproken Kreuzungen die zentrale Stelle ein, so wird sie aus dem Bilde ausgeschaltet und es kehrt der Bastard zum Typus des anderen Großelters zurück, z. B.:

Doppeltreziproke Kreuzungen		Typus
O. (*biennis* Chicago × *biennis*)	× (*biennis* × *biennis* Chicago)	*biennis* Chicago
O. (*cruciata* × *biennis*)	× (*biennis* × *cruciata*)	*cruciata*
O. (*strigosa* × *biennis*)	× (*biennis* × *strigosa*)	*strigosa*
O. (*Hookeri* × *biennis*)	× (*biennis* × *Hookeri*)	*Hookeri*
O. (*Lamarckiana* × *biennis*)	× (*biennis* × *Lamarckiana*) *laeta*	*Lamarckiana*
O. (*Lamarckiana* × *biennis*)	× (*biennis* × *Lamarckiana*) *velutina*	*Lamarckiana*

Die entsprechenden Kreuzungen mit *O. muricata* konnte ich leider bis jetzt nicht ausführen, hauptsächlich wegen der Schwäche der Bastarde, welche *O. muricata* zum Vater haben.

Diese Versuche lassen sich in zweifacher Weise abändern. Erstens kann man die doppeltreziproke Kreuzung auf die Hälfte reduzieren, indem man den reziproken Bastard mit einem der reinen Eltern verbindet. Man arbeitet dann nach der Formel MB × M oder BM × B. In beiden Fällen muss der zentrale Großelter offenbar wiederum ausgeschaltet werden, und der Bastard, den ich jetzt einen *sesquireziproken* nenne, den Typus des anderen Großelters rein annehmen. So verhielten sich in meinen Versuchen *O.* (*muricata* × *biennis*) × *muricata*, *O. biennis* × (*muricata* × *biennis*), *O.* (*Lamarckiana* × *biennis*) × *Lamarckiana*, *O. Lamarckiana* × (*muricata* × *Lamarckiana*) (diese sowohl für *laeta* als für *velutina*) und mehrere andere darauf untersuchte Verbindungen.

Eine weitere Abänderung bilden die *iterativen* Bastarde. Sie entstehen, wenn man einen Bastard derart mit einem seiner Eltern verbindet, daß die peripheren Stellen in der Formel nicht von einer, sondern von den beiden elterlichen Arten eingenommen werden. Sie folgen den Formeln MB × B, B × BM u. s. w. und führen auch zu ferneren Wiederholungen, wie M × M × MB und B × B × BM u. s. w. Wird der zentrale Großelter ausgeschaltet, so bleibt für die Nachkommen die Formel MB × B = MB; B × BM = BM u. s. w. Mit a. W. der iterative Bastard ist seinem hybriden Elter gleich und der artreine Elter hat auf ihn nur insoweit Einfluß, als er den zentralen Großelter ersetzt. Auch von diesen Kreuzungen habe ich eine ziemlich vollständige Auswahl ausgeführt. Ich nenne hier aber nur *O. muricata* × *muricata* × (*muricata* × *biennis*), welcher von *O. muricata* × *biennis* nicht zu unterscheiden war, sowie *O. biennis* × *biennis* × (*biennis* × *muricata*), welcher den Typus *O. biennis* × *muricata* führte.

Die sesquireziproken und die iterativen Bastarde bestätigen somit die aus den doppeltreziproken abgeleiteten Folgerungen.

Die Regel der Heterogamie braucht offenbar nicht für alle Merkmale der betreffenden Arten zu gelten. Für *O. biennis* und *O. muricata* scheinen aber nur die Größe und die Form der Blumenblätter eine Ausnahme zu machen.

Versuchen wir jetzt, uns eine Vorstellung über den inneren Vorgang der Erscheinungen der Vererbung bei heterogamen Arten zu machen und beschränken wir uns dabei vorläufig auf die Oenotheren aus der Verwandtschaft der *O. biennis*. Diese bieten dazu in

ihren Samenknospen und Pollenkörnern vielleicht einen wesentlichen Vorteil. Denn beide sind etwa zur Hälfte untauglich für die Befruchtung[1]). Die Samenknospen sind in jeder Kapsel zum Teil für die Befruchtung eingerichtet, zum anderen Teil aber rudimentär. Die letzteren gestatten den Pollenschläuchen den Eintritt nicht, sondern sterben allmählich ab, während die anderen sich zu Samen entwickeln. In der reifen Frucht bilden sie einen feinen, blassbräunlichen Staub zwischen den Samen. In den Antherenfächern der Staubfäden findet man stets zahlreiche Pollenkörner mit verschrumpftem oder unvollständig ausgebildetem Inhalt zwischen den normalen Körnern zerstreut liegend und zwar in anscheinend ungefähr gleicher Anzahl. Darf man annehmen, dass von jeder Tetrade zwei Körner lebensfähig bleiben und zwei zu Grunde gehen, so erhält man einen geeigneten Ausgangspunkt für eine Erklärung der Heterogamie.

Betrachten wir dazu eine *biennis*-Pflanze. Sie führt in den beiden Hälften ihrer Zellkerne zum Teil verschiedene Potenzen. In der vom Vater geerbten Hälfte liegen die im Pollen vererbbaren Eigenschaften, während in der anderen Hälfte die ihr in der Eizelle übermittelten Erbschaften schlummern. Nehmen wir nun an, dass bei der Bildung der Sexualzellen diese beiden Potenzen (oder Gruppen von Erbschaften) sich ohne vorherige Vermischung voneinander trennen. Denn dass eine solche Vermischung nicht stattfindet, leuchtet aus unseren Versuchen ohne weiteres ein, namentlich wenn man dabei das Verhalten gewöhnlicher homogamer Arten, wie z. B. *O. Lamarckiana* in Vergleich zieht. Es entstehen dann zur Hälfte Pollenkörner mit den väterlichen Potenzen, und zur anderen Hälfte solche mit den mütterlichen latenten Merkmalen. Dasselbe darf für die Samenknospen angenommen werden, obgleich es hier offenbar weiterer Hilfshypothesen bedarf. Wir können nun ferner annehmen, dass die Pollenkörner, welche mütterliche Potenzen erhalten haben, gerade diejenigen sind, welche taub werden und zwar ausnahmslos. Nur die Körner mit den männlichen Potenzen bleiben dann befruchtungsfähig. Diese Annahme würde erklären, warum alle reifen Pollenkörner untereinander gleich sind und nur die eine bestimmte Gruppe von Potenzen führen.

Dieselben Annahmen lassen sich auf die Samenknospen anwenden. Hier müssten diejenigen mit den väterlichen Potenzen rudimentär

---

1) J. M. Geerts, Beiträge zur Kenntnis der Zytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana* 1909.

werden, und zwar ausnahmslos, und würden dadurch die befruchtungsfähigen nur mütterliche Erbschaften besitzen. Aus den einförmigen Eizellen würde dann bei Befruchtung mit den gleichfalls einförmigen Pollenkörnern, trotzdem diese andere Potenzen haben als die Samenknospen, dennoch eine einförmige Nachkommenschaft hervorgehen, und dieses würde die Konstanz der heterogamen Arten von *Oenothera* völlig erklären.

Die gemachten Annahmen entziehen sich bis jetzt der experimentellen Begründung und somit lege ich darauf keinen weiteren Wert. Man kann ebensogut annehmen, daß eine pangenetische Vermischung stattfindet, dass aber in jeder Sexualzelle nur eine der beiden Potenzgruppen aktiv werden könnte und dass somit die andere unterdrückt werden müsste. Doch lohnt es sich nicht, hier die zahlreichen sich darbietenden Erklärungen auszuarbeiten.

Jetzt wollen wir uns noch die Frage vorlegen, welche Gruppe von Merkmalen im Pollen und welche Gruppe in den Eizellen vererbt wird. Um diese zu beantworten ist es offenbar erforderlich, für unsere beiden Arten den Einfluß des Pollens von dem der Eizellen zu trennen und solches kann nur durch Kreuzung mit anderen Arten geschehen. Dabei treten sofort zwei Möglichkeiten auf. In einigen Fällen können die fraglichen Potenzgruppen über die antagonistischen Merkmale vorherrschen, in anderen aber von diesen dominiert werden. Die letzteren Fälle werden uns ihre Natur nicht entfalten, die ersteren aber wohl. Und falls die Dominanz eine ausreichende ist, werden die Bastarde diesen bestimmten Typus zur Schau bringen unabhängig von der Frage, welche die andere Art ist, die für die Kreuzung benutzt wurde.

Mit anderen Worten: Wenn ich *O. biennis* mit anderen Arten kreuze, über welche sie dominiert, so wird der Bastard stets denselben Typus haben und dieser wird nur in untergeordneten Merkmalen die Natur des anderen Elters verraten. Wegen der Heterogamie wird aber dieser Typus ein anderer sein, wenn die *O. biennis* als Vater in die Verbindung eintritt, als wenn sie die Rolle der Mutter übernimmt. Dasselbe wird für *O. muricata* gelten.

Jetzt komme ich zu den Versuchen und übergehe die Fälle mangelnder Dominanz. Es handelt sich also darum, das Bild der im Pollen vererbten Potenz getrennt von demjenigen der in den Eizellen übermittelten Erbschaften sichtbar zu machen.

Zunächst habe ich den Pollen von *O. biennis* übertragen auf die Narben von *O. biennis* Chicago, *O. cruciata*, *O. Hookeri*, *O. strigosa* und *O. Lamarckiana*. Die fünf Bastarde führen denselben Typus,

mit geringen, von der Mutter herrührenden Differenzen. Dieser Typus ist in den Hauptzügen derselbe wie derjenige von *O. muricata* × *biennis* und von *O. biennis* selbst. Die Blätter sind breit, die Blütenknospen, Blumen und Früchte genau so gebaut wie bei *O. biennis*. Die Tendenz, unter nicht ganz günstigen Bedingungen in zahlreichen Exemplaren den Stengel erst im zweiten Jahr zu treiben, ist in allen sehr charakteristisch. Die Tracht ist überall nahezu dieselbe. Die Farbe des Laubes ist grün, falls die Mutter grün war, aber rotbraun, wo das Anthocyan in der Mutter vorherrscht.

Hieraus folgere ich, dass das Bild der Art in *O. biennis* durch den Pollen auf die Nachkommen übertragen wird.

Ganz anders verhalten sich die Bastarde mit den nämlichen Arten, wenn sie *O. biennis* zur Mutter haben. Die Aehnlichkeit mit dieser verschwindet wie mit einem Schlage, sogar von der Neigung, leicht zweijährige Individuen hervorzubringen, bleibt keine Spur übrig. Es tritt ein ganz neuer Typus zum Vorschein und dieser ist in einer Reihe von Kreuzungen derselbe. Ich führe *O. biennis* × *biennis* Chicago, *O. biennis* × *Hookeri*, *O. biennis* × *strigosa* als Beispiele an. Diese Bastarde haben denselben Typus wie der eine der beiden Zwillinge von *O. biennis* × *Lamarckiana* und zwar die *velutina*. Dicke konische Blütenknospen gehören zu den auffallenden Merkmalen und deshalb nenne ich diese ganze Gruppe den *Conica*-Typus. Die Stengel sind hoch, wenig verzweigt, ungenügend verholzt und dadurch oft stellenweise der Fäulnis durch *Botrytis* amheimfallend; die Blätter schmal. Bei oberflächlicher Betrachtung kann man die einzelnen *Conica*-Formen leicht miteinander verwechseln, trotzdem sie in untergeordneten Merkmalen den Vater verraten. Von den reziproken Bastarden mit dem *biennis*-Typus sind sie aber scharf und deutlich verschieden.

Die *O. biennis* × *muricata* gehört zu derselben Gruppe, hat denselben hohen Grad der Einjährigkeit und dieselbe ungenügende Verholzung des Stengels, aber unter dem Einfluss des Vaters viel schmälere Blätter und nickende Sproßgipfel.

In den Eizellen von *O. biennis* wird somit ein Artbild vererbt, das in der Art selbst kaum zur Geltung gelangt und das wir als *Conica*-Typus bezeichnen können. In den Bastarden, welche *O. biennis* zur Mutter haben, gelangt er aber mehr oder weniger vollständig zur Herrschaft.

Das Eizellenbild von *O. muricata* läßt sich in derselben Weise ermitteln. Es ist von dem bekannten Bilde dieser Art durchaus

verschieden. Es bildet auffallend hoch wachsende, sehr starke, nahezu unbehaarte und wenig verzweigte Pflanzen mit Blüten wie bei *O. biennis.* Ich nenne es den *Frigida*-Typus. Es dominiert in *O. muricata* × *biennis* Chicago, in *O. muricata* × *Hookeri* und in *O. muricata* × *strigosa.* Diese drei Bastarde sind dementsprechend nur mittels untergeordneter Merkmale voneinander zu unterscheiden. In *O. muricata* × *biennis* ist der *Frigida*-Typus rezessiv, und ebenso in *O. muricata* selbst.

Das Pollenbild von *O. muricata* scheint im wesentlichen mit dem Bilde der Art selbst zusammenzufallen, doch habe ich es bis jetzt nur in *O. Lamarckiana* × *muricata* studieren können, und dieser Bastard ist steril.

Fassen wir jetzt das Mitgeteilte kurz zusammen:

1. Im Pollen von *O. biennis* L. und *O. muricata* L. werden andere spezifische Merkmale vererbt als in den Eizellen derselben Pflanzen.
2. Das „Pollenbild" entspricht in den Hauptzügen den sichtbaren Eigenschaften der Art, das „Eizellenbild" ist aber ein ganz anderes und soll für *O. biennis* als *Conica*, für *O. muricata* als *Frigida* bezeichnet werden.
3. Die „Pollenbastarde" dieser beiden Arten verhalten sich als Bastarde des Pollenbildes, die Eizellenbastarde aber als Mischlinge von *Conica*, bezw. von *Frigida.* Zu den *Conica*-Bastarden gehört z. B. *O. biennis* × *Hookeri*, und zu den *Frigida*-Mischlingen z. B. *O. muricata* × *Hookeri.*
4. Bei weiteren Kreuzungen werden die Merkmale des Großvaters nicht durch die Mutter, und diejenigen der Großmutter nicht durch den Vater auf die Großkinder übertragen.
5. Jedes „Bild" ist hier also entweder auf die männlichen oder auf die weiblichen Geschlechtszellen beschränkt. Eine Vermischung der Potenzen bei der Entstehung der Sexualzellen findet nicht statt.

Eine ausführliche Beschreibung meiner Versuche mit den erforderlichen Abbildungen ist in Vorbereitung.

(Biolog. Centralblatt, Bd. XXXI, Febr. 1911, S. 97.)

OENOTHERA NANELLA, HEALTHY AND DISEASED.

In my cultures of the evening primrose of Lamarck, the pure and self-fertilized seed yearly produces a certain percentage of mutants, among them dwarfs, *Oenothera nanella*, the number of which usually amounts to about 1 per cent. of the whole crop. Of late, these dwarfs have been the subject of some discussion, since Zeylstra discovered the presence of a bacterium in their tissues and showed that some of their characters, formerly considered as specific marks, are, in reality, abnormalities caused by this parasite[1]). From this, some authors have erroneously concluded that the dwarfs are no real mutants, but only diseased individuals of the original type[2]).

Zeylstra, however, had pointed out that, under favorable conditions, the sideshoots of the dwarfs may become healthy and lose their abnormal characters; but their height remains the same as in the diseased stems. Hence we may assume that, under still more favorable conditions, the main stems themselves might grow up healthy, while still retaining the dwarfish stature.

About half a century ago, Liebig pointed out that nitrogenous manure is apt to increase the sensitiveness of plants to diseases, whilst phosphate of calcium is one of the best means to diminish this predisposition. Laurent found the same to be true for such diseases as are caused by those common bacteria of the soil, which, under normal conditions, are harmless, but may injure the cultures, whenever the manure is too rich in nitrogenous substances. He studied *Bacillus fluorescens putidus* and *B. coli communis*, both of which destroy the cellwalls by means of their enzymes, even before they themselves reach the cells. The bacterium of *Oenothera nanella*

---

1) H. H. Zeylstra Fzn., „*Oenothera nanella* de Vries, eine krankhafte Pflanzenart", Biolog. Centralblatt, 1911, Bd. XXXI, pp. 129—139.

2) Sammelreferat by G. Tischler, Zeitschr. f. ind. Abst., 1911, Bd. V, p. 327.

is of a wholly different type, since it is found within the living cells and changes their growth without killing them. Zeylstra provisionally placed it in the group of *Micrococcus*.

From these data it is probable that healthy *O. nanella* might be obtained by giving them less nitrogen and more phosphate of calcium. Unfortunately, however, the nitrogen manure acts as the strongest stimulant, under our climate, to induce them to become annual, and for many reasons it is most desirable to have cultures of annual generations. It is, therefore, necessary to determine the amount of nitrogen and phosphate of calcium which will induce a sufficiently large percentage to become annual, but will not essentially heighten their liability to become diseased.

In the summer of 1911, I made some provisional experiments which show that, by this method, there may be produced almost wholly healthy specimens with the normal stature of the dwarfs. In the first place, I found that every part of the stem, every single leaf and flower, may be normal or diseased, in response to external influences. In the young rosettes of rootleaves the first leaves were formerly always twisted; then came long-stalked normal ones and, after these, the really abnormal laeves with broadened and shortened bases, which often killed the terminal bud before it could make a stem. By giving a large amount of phosphate of calcium, and as little nitrogen as possible, every one of the rootleaves could be grown healthy, with a stalk and a narrow wedge-shaped base. The same was the case with the leaves of the stem, and even with the flowers. The number of the abnormal ones could be brought down to a very few, thereby giving the whole plant the appearance of a healthy condition. All transitions between diseased and normal dwarfs were to be seen in these cultures.

Moreover, I have won beautiful healthy dwarfs by means of a cross from which the other parent was eliminated after the rule of the sesquireciprocal crosses[1]). I pollinated a dwarf of *O. nanella* × *biennis* with the pollen of an ordinary *O. nanella* and got a culture of *O.* (*nanella* × *biennis*) × *nanella* = *O. nanella* which contained a high percentage of healthy plants. They began flowering when only 20 cm. high, the first flower appearing at a height of 10 cm.; whilst *O. Lamarckiana* reached 1.50 m. before flowering, the first flower opening about 80 cm. above the soil. All their leaves were

1) „Ueber doppeltreziproke Bastarde", *Opera VI*, p. 504.

as narrowly elliptical and as clearly stalked as those of the *Lamarckiana* itself, whilst the flowers were free from those abnormalities which usually accompany the dwarfish stature.

Thus we see that the discovery of Zeylstra, far from diminishing the value of *Oenothera nanella* as a real and (in an experimental way) most useful mutant, has given the means of cultivating it in as healthy a condition as may be required.

(Science, N. S., Vol. XXXV, Pages 753–754, Mag. 10, 1912.)

DIE MUTATIONEN IN DER ERBLICHKEITSLEHRE.

Vortrag gehalten bei der Eröffnung der von William M. Rice gegründeten Universität zu Houston in Texas am 12. Oktober 1912.

Zehn Jahre sind verflossen seit dem Erscheinen der beiden Bände meiner Mutations-Theorie. Die Vorstellung, daß ganz kleine, oft unsichtbare Abweichungen vom Typus sich allmählich derart anhäufen können, daß sie zu Artmerkmalen und nachher zu den tiefer gehenden Unterschieden der Gattungen und größeren Gruppen führen, herrschte damals fast unbestritten. Sie war sowohl die Grundlage der Darwin'schen Selektionslehre, als der Ausgangspunkt für die Theorien der direkten Bewirkung und der Orthogenesis sowie für zahlreiche andere Hypothesen. Auch auf dem Gebiete der landwirtschaftlichen Züchtung herrschte sie, und eigentlich nur im Gartenbau war das sprungweise Auftreten von Varietäten eine den Züchtern wohl bekannte Tatsache.

Dieser Sachlage gegenüber versuchte ich zu zeigen, daß die Entstehung neuer Formen sowohl in der Natur als in der Landwirtschaft nach dem Muster der Gartenvarietäten vor sich geht, und daß die ganze Stammesentwickelung des Pflanzenreichs auf dem aufeinander folgenden Auftreten kleiner Sprünge beruht. Die außerordentlich langsame Entwickelung, welche man damals annahm, forderte einen ungeheuren Zeitraum; die Lehre von den Mutationen brachte die biologische Zeit in den Rahmen zurück, den die Physiker und Geologen für die Dauer des Lebens auf unserer Erde festgestellt hatten.

Ausgangspunkt für die neue Auffassung war die Unterscheidung zwischen zwei Haupttypen der Variabilität: der Fluktuation und der Mutation. Ich hatte diesen Satz aus meiner Bearbeitung der Darwin'schen Hypothese der Pangenesis abgeleitet, und mich darauf durch eine Reihe von Versuchen von ihrer empirischen Richtigkeit überzeugt. Auf diesen theoretischen Betrachtungen und experimentellen Studien fußend bezeichnete ich als Mutations-Theorie den Satz, „daß die Eigenschaften der Organismen aus scharf voneinander unterschiedenen Einheiten aufgebaut sind. Diese Eigenschaften können zu Gruppen verbunden sein, und in verwandten Arten kehren dieselben Einheiten und Gruppen zurück.

Uebergänge, wie sie uns die äußeren Formen der Pflanzen und Tiere so zahlreich darbieten, gibt es aber zwischen diesen Einheiten ebenso wenig, wie zwischen den Molekülen der Chemie.“

Die Veränderungen in der Zahl und der Lage dieser Einheiten, sowie ihrer gegenseitigen Verbindungen, welche man jetzt mehrfach Verkoppelungen nennt, stellen das Gebiet der Mutabilität dar. Sie bilden eine diskontinuierliche Variation, indem die äußerlich sichtbaren Veränderungen sprungweise auftreten. Die Sprünge sind meistens ganz kleine, aber von Anfang an erblich, ohne Uebergänge oder Zwischenstufen. Daneben variieren die einzelnen Organe teils nach Maß und Gewicht, teils nach ihrer Anzahl. Sie folgen dabei den Gesetzen der Wahrscheinlichkeitslehre und stehen unter dem Einflusse äußerer Faktoren, indem günstige Umstände sie in der einen, ungünstige in der andern Richtung wechseln lassen. Dieses ist die fluktuierende Variabilität oder Fluktuation. Ihre Gesetze sind, seit Quetelets bahnbrechenden Arbeiten, allseitig studiert worden und jetzt zu einem großen Teile bekannt. Ihre Erscheinungen werden einerseits durch innere Ursachen bedingt, andererseits durch äußere. Die ersteren sind durch die erblichen Einheiten begeben und bestimmen was geschehen kann; die äußeren Faktoren aber regeln, wann und in welchem Grade die Abweichungen vom Mittel sichtbar werden.

Auch die Mutationen werden, wie ich ausdrücklich betont habe, von inneren und äußeren Ursachen beherrscht. Nur ist ihr Studium in diesem Falle ein viel schwierigeres als bei den Fluktuationen. Nur im allgemeinen ergeben meine Versuche, daß die Mutabilität bei günstiger Lebenslage eine wesentlich größere ist als bei ungünstiger. Dementsprechend darf man annehmen, daß in der Natur die Entstehung neuer Arten nicht durch einen harten Kampf ums Dasein, sondern grade umgekehrt durch üppige Lebensbedingungen gefördert wird. Der Kampf ums Dasein tritt erst nach dem Auftreten der erblichen neuen Formen auf; er fordert unendlich viel geringere Opfer, als man nach der früheren Theorie anzunehmen geneigt war.

Der Satz von den Merkmalseinheiten hat sich in diesen zehn Jahren einen sicheren Platz in der Wissenschaft erworben. Er hat die einschlägigen Probleme von dem Gebiete der Spekulation auf dasjenige des Experiments übergeführt und die bis dahin verkannte Lehre Mendels von den Bastardspaltungen zu allgemeiner Ehre gebracht. Die herrschende Ansicht von einem kontinuierlichen Uebergange der Merkmale ineinander durch äußerst kleine Stufen hatte den Wert der Mendel'schen Versuche bis dahin völlig ver-

kennen lassen; die Lehre von der Pangenesis aber führte mich zu Kreuzungsversuchen, welche diejenigen Mendels durchaus bestätigten und ihre prinzipielle Bedeutung klar ans Licht treten ließen. Da sich ferner auf dem Gebiete der Bastardierungslehre mit den erblichen Einheiten viel bequemer arbeiten läßt, als auf demjenigen des Mutierens selbst, hat sich das Studium der letzten zehn Jahre vorwiegend in dieser Richtung ausgedehnt.

Die Mutationslehre tritt nicht an die Stelle der Selektionslehre Darwins. Sie soll nur einen weiteren Schritt in unserer Erkenntnis bilden. Zweck der Selektionslehre ist es, die so äußerst reiche Formenwelt der Lebewesen und ihre Beziehungen zur Umgebung unserem Verständnis näher zu führen. Sie hat in dieser Richtung großartiges geleistet, hat aber den Nachteil, daß sie nur zu leicht zu poetischen Spekulationen führt, sobald man versucht, die allgemeinen Gesichtspunkte für Einzelfälle durchzuführen. Denn in solchen Fällen sind manche Schriftsteller nur zu leicht mit hypothetischen Schilderungen zufrieden. Die Mutationslehre beschäftigt sich mit der Frage nach der Entstehung des Materials, aus welchem die natürliche Zuchtwahl wählt. Zu Darwins Zeiten kannte man den Unterschied zwischen Fluktuation und Mutation noch nicht; sobald dieser erkannt wurde, war es klar, daß nur die letztere das fragliche Material liefern konnte. Damit wurden dann mit einem Male zahlreiche Schwierigkeiten beseitigt, welche der Darwin'schen Lehre noch entgegenstanden.

Unter denjenigen, welche sich gleich anfangs, sei es auch mit gewissem Vorbehalt, für die neue Lehre erklärten, nenne ich in erster Linie Strasburger, der schon 1902 zugab, „daß die Speziesbildung nicht in der fluktuierenden Variation, sondern in der Mutation ihren Ausgangspunkt findet", und daß namentlich „für die Stellung im natürlichen System der Organismen die auf dem Wege der Mutation erreichte Entwickelungshöhe maßgebend ist"[1]). Ihm folgten bald die meisten Botaniker, wenn auch viele unter ihnen für die Anpassung der Arten an die Außenwelt eine Ausnahme machten.

Als Paläontologe erklärte sich wohl zuerst Charles A. White als entschiedener Anhänger der Mutationslehre[2]). Ihm folgten bald die hervorragendsten seiner Fachgenossen, und vielleicht ist die Anerkennung des Prinzipes von der sprungweisen Entstehung der

---

1) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 37, 1902, S. 518.
2) Smithsonian Report for 1903, S. 631—640.

Arten auf keinem Gebiete eine so vollständige als auf demjenigen der Geologie. Hier sind zahlreiche bekannte Tatsachen mit der Lehre einer äußerst langsam fortschreitenden Entwickelung unvereinbar, sowohl unter den Pflanzen als im Tierreich, während andere lehren, „daß der Grad der Mutabilität der Arten im Laufe ihrer Existenz in den geologischen Zeiten kein konstanter ist, sondern offenbar wechselt" (S. 638). Dieses stimmt genau zu der von mir formulierten Ansicht über die Mutationsperioden. Das Leben vor der Cambrischen Zeit ist uns durchaus unbekannt; in dieser Periode treten aber die großen Abteilungen des Tierreichs mit alleiniger Ausnahme der Wirbeltiere, wie mit einem Schlage auf. Nur sehr umständliche Hypothesen können diese Tatsachen auf Grund der alten Lehre des langsamen Fortschrittes erklären. Die reichste Flora war wohl diejenige des Kohlenalters; sie entstand und verschwand aber nahezu plötzlich. Manche Typen haben sich der natürlichen Auslese durch lange geologische Perioden hindurch entzogen, wie z. B. die Gattung *Unio* unter den Mollusken, welche von der mesozoischen Zeit her zu uns gekommen ist. In den tertiären Schichten von Florida findet man nach Dall zahlreiche Beispiele von Muscheln, welche von der einen Periode in die andere, teilweise gar in die Jetztzeit unverändert übergegangen sind. Die Entwickelung der Säugetiere während der Tertiärzeit war eine überaus rasche, viel zu rasch, um von der alten Lehre in befriedigender Weise erklärt werden zu können. Dasselbe ist der Fall für die Vögel, die Fische, die phanerogamen Pflanzen und manche kleineren Gruppen. Alles spricht gegen eine unmerklich langsame und für eine sprungweise und verhältnismäßig rasche Evolution. Doch darf ich hier auf die White'schen Ausführungen nicht tiefer eingehen.

Auf zoologischem Gebiete stehen sich die alte und die neue Auffassung noch scharf gegenüber. Hubrecht, mit dessen berühmter Theorie von der Stammesentwickelung der Säugetiere die Mutationslehre durchaus im Einklang steht, verteidigt sie, während Plate bei der alten Vorstellungsweise behufs der Erklärung der Anpassungserscheinungen beharrt.

Auf landwirtschaftlichem Gebiete endlich schließt sich die neue Ansicht durchaus an die Erfahrungen des Direktors der schwedischen Versuchsstation zu Svalöf, Dr. Hjalmar Nilsson an. Dieser hat durch eingehende Versuche nachgewiesen, daß die Selektion fluktuierender Merkmale für die Verbesserung der Rassen gar keinen Wert hat, und daß letztere völlig auf die Auswahl geeigneter elementarer Arten angewiesen ist. Durch ihre unerwartet großen Erfolge hat

seine Methode und seine Auffassung sich in den letzten Jahren in landwirtschaftlichen Kreisen überall Anerkennung erworben und ist die langsame Selektion in der Praxis in zahlreichen Fällen durch das Prinzip der einzeln ausgewählten Mutterpflanzen („*enstaka moderplanterna*“) ersetzt worden.

Viel umstritten ist die neue Lehre dennoch stets. Bevor ich zu der Besprechung der einzelnen Einwürfe schreite, möchte ich hier aber die beiden neuesten und besten kritischen Werke auf diesem Gebiete hervorheben. In deutscher Sprache erschien Buekers Abstammungslehre[1]), welche eine sorgfältige und ausführliche kritische Besprechung der von den Vorfechtern und Gegnern der Mutationslehre ins Feld geführten Argumente enthält. In französischer Sprache veröffentlichte L. Blaringhem seine *Transformations brusques des êtres vivants*[2]), in der er einerseits eine kritische Uebersicht gibt, andererseits durch genaue Beobachtung und Verfolgung zahlreicher neuer Mutationen und deren ausführliche Beschreibung wesentlich zum Aufbau der Theorie beiträgt.

Mehrfach begegnet man der Meinung, daß die Mutations-Theorie aus der Bastardlehre abgeleitet sei. Andere wiederum sprechen die Ansicht aus, daß meine Versuche mit *Oenothera Lamarckiana* mich dazu geführt hätten. Beides ist sowohl in historischer als auch in logischer Hinsicht irrtümlich. Die Mutationslehre ist ein Kind der Pangenesis-Hypothese[3]). Diese letztere brachte Darwin auf die Vorstellung der Einheiten, welche er *gemmules* nannte. Diese vertraten für ihn je einen sichtbaren Teil des ganzen Organismus bezw. der Zelle. Nach meiner Auffassung vertreten die Einheiten aber die Eigenschaften, durch deren Zusammenwirkung das ganze Bild des Individuums zu Stande kommt. Jede Einheit kann sich aber in verschiedenen Teilen des Organismus äußern. Diese Ansicht führte dann dazu, wie ich bereits oben gesagt habe, zwei Hauptformen der Variabilität zu unterscheiden, und um diese tatsächlich aufzufinden, wandte ich mich einerseits zu dem Studium der Variabilität und andererseits zu Kreuzungsversuchen. Die ersteren umfaßten über hundert verschiedene Arten, von denen sich einige in einer einzigen Richtung mutabel zeigten (*Linaria*, *Dahlia*, *Chrysanthemum*, *Dracocephalum* usw.), während nur eine, die *Oenothera Lamarckiana*, eine vielseitige und zu eingehendem Studium anregende

---

1) Dr. P. G. Buekers, Abstammungslehre, Leipzig 1909, 354 S.

2) Bibliothèque de Philosophie scientifique, Paris, E. Flammarion, 1911.

3) Vergl. A. A. W. Hubrecht in Popular Science Monthly, July 1904, S. 222 und V. Haecker, Allgemeine Vererbungslehre, 2. Aufl., 1912, S. 287.

Mutabilität besaß. Eine ausführliche und kritische Revision der auf den Gebieten der Landwirtschaft, des Gartenbaues, der Teratologie und anderer Disciplinen angesammelten Tatsachen führte mich dann zu einem völlig übereinstimmenden Ergebnis, das auch durch die inzwischen veröffentlichten Arbeiten Korshinskys volle Bestätigung fand.

Eine andere irrtümliche, aber weit verbreitete Meinung ist die, daß die Mutationslehre der Selektionslehre feindlich gegenüberstehe, oder sie wohl gar beseitigt hätte. Ich habe schon betont, daß das große Verdienst Darwins gerade darin liegt, daß er den Versuch gemacht hat, die Evolution der organischen Welt, sowohl in ihren größeren als in ihren feineren Zügen ausschließlich aus empirisch festgestellten Tatsachen zu erklären. Der Kampf ums Dasein und das Ueberleben der am meisten geeigneten Formen, d. h. die sogenannte natürliche Auslese, waren ihm dazu die Mittel. Die Frage, woher das zu züchtende Material stamme, hat er zwar ausführlich behandelt, aber den damaligen unvollständigen Kenntnissen über die Variabilität entsprechend in einer Weise, welche viele seiner Zeitgenossen nicht überzeugen konnte. Nur an die Stelle dieses schwachen Punktes tritt die Mutationslehre ein. Ihr Gegenstand ist nicht die Erklärung der Formen. Sie beruht auf dem Satze, daß die betreffenden Veränderungen vom sogenannten Keimplasma ausgehen, daß sie in einer oder beiden Sexualzellen vor der Befruchtung zu Stande kommen, und sich erst später im Organismus äußern. Obgleich diese Umwandlungen offenbar von äußeren Ursachen, wie die Ernährung u. s. w. beherrscht werden, stehen sie doch einzeln zu diesen in keiner oder doch wenigstens in keiner uns bekannten Beziehung. Die früher allgemein gültigen und manche auch jetzt noch nicht verlassenen Theorien betrachten die Veränderungen als in erster Linie in den wachsenden oder erwachsenen Organen stattfindend, während sie dann erst in zweiter Linie auf die Keimbahnen übergetragen werden würden.

Allerdings hängen die Aussichten einer neuen Theorie oft zum größten Teile von ihrer Leistungsfähigkeit außerhalb des eigentlichen experimentellen Gebietes ab. Allgemeine Gesichtspunkte sind häufig wichtiger als die Tatsachen selbst. In dieser Beziehung hat nun die Mutationslehre den eigentümlichen Vorteil, daß sie sich den verschiedensten Versuchen zur Erklärung der Anpassungserscheinungen in ebenso leichter, und meist in viel besserer Weise anschmiegt, als die frühere Lehre. Aber auf diesen Punkt kann ich erst weiter unten eingehen.

Der empirische Grundsatz der neuen Lehre ist der Unterschied zwischen Fluktuation und Mutation. Die erstere ist die gewöhnliche, meist individuelle, graduelle oder kontinuierliche Variation; sie ist, wie bereits Darwin wußte, überall und immer in geringerem oder höherem Grade anwesend. Die zweite tritt nur selten auf, meist vereinzelt, bisweilen aber gruppenweise, und durch sie entstehen neue, sofort von der Mutterform scharf, wenn auch meist nicht weit getrennte neue Typen. Diesem Satze stimmten zahlreiche Forscher sehr bald bei und in einem der neuesten Handbücher faßt Karsten den jetzigen Stand der Meinungen kurz zusammen, wo er sagt: „Von der fluktuierenden Variation ist scharf zu unterscheiden die spontane Variation oder Mutation, die sprungweise geschieht und von vornherein vererbbare Unterschiede liefert"[1]).

Und wenn der eifrigste Gegner meiner Auffassungsweise, Plate, am Schlusse seines Vortrages über Vererbungslehre und Deszendenztheorie, sagt „Die phyletische Entwickelung ist diskontinuierlich in den Veränderungen der Determinanten, aber in den meisten Fällen kontinuierlich in den sichtbaren Aeußerungen derselben"[2]), so gibt er damit offenbar das Prinzip der Mutationslehre völlig zu.

Die Fluktuationen sind quantitative Variationen, die Mutationen aber sind qualitativer Natur. Die ersteren führen bei der Selektion nicht zu konstanten, von der weiteren Auswahl unabhängigen Rassen, die letzteren sind sofort erblich und konstant. Dieses Prinzip hat die elementaren Arten in den Vordergrund des Interesses gebracht. Die Studien von Jordan, de Bary und vielen anderen Forschern hatten weder die Biologen noch auch die Systematiker von dem Satze überzeugen können, daß die damaligen Linné'schen Arten in Wirklichkeit Sammelarten waren, und daß die wirklichen Einheiten der Natur die Kleinarten sind. Die Entstehung einer solchen Sammelart kann selbstverständlich niemand beobachten, da der Begriff ein wenigstens teilweise künstlicher ist. Die Bildung neuer Kleinarten ist aber jetzt Gegenstand direkter Forschung geworden. Einer der ältesten Einwände gegen die ganze Abstammungslehre wurde dadurch endgültig beseitigt. Auf rein beschreibendem Gebiete wird das Prinzip jetzt sogar so weit anerkannt, daß man den Wert der Typus-Exemplare anzweifelt, wenn nicht sämtliche in den Typensammlungen ausgeteilte Specimina

---

1) Nussbaum, Karsten und Weber, Lehrbuch der Biologie für Hochschulen, Leipzig 1911, S. 295.

2) L. Plate, Festschrift zum sechzigsten Geburtstag Richard Hertwigs Bd. II. 1910, S. 607.

Teilstücke eines einzigen Individuums sind. Denn an zahlreichen Fundorten wachsen zwei oder bisweilen mehrere Kleinarten gesellig zusammen, und das Einlegen mehrerer Individuen kann nur zu leicht dazu führen, daß der Typus, der doch rein sein sollte, ein doppelter wird. Kellerman und Swingle stellen deshalb die oben bereits genannte Forderung und schlagen für die ihr genügenden Typen-Exemplare den Namen der *Merotypen* (typische Teilstücke) vor[1]).

Eine der größten Schwierigkeiten der Darwin'schen Form der Selektionslehre liegt in dem Umstande, daß Abänderungen, welche bei einem gewissen Grade der Ausbildung für ihre Träger nützlich sein können, solches noch nicht bei ihrem ersten Anfang und oft auch nicht während einer langen Periode der anfänglichen langsamen Selektion sein können. Dieser Einwand ist von zahlreichen Forschern und oft ausführlich hervorgehoben worden, aber in den letzten zehn Jahren stimmen fast alle darin überein, daß er durch die Mutationslehre in genügender Weise beseitigt wird.

Eine der wichtigsten Stützen war für Darwin die Vergleichung der landwirtschaftlichen Zuchtwahl mit den entsprechenden Vorgängen in der Natur. Leider genügten die Angaben der Züchter aber keineswegs, um in diese Vergleichung tiefer einzudringen. Durch ein überwältigendes Material von Tatsachen hat Darwin die völlige Analogie der künstlichen und der natürlichen Auslese über allen Zweifel erhoben, und es scheint mir, daß dieser Nachweis einer der wirksamsten Hebel gewesen ist, welche seiner Theorie so rasch allgemeinen Beifall errungen haben. Aber die Landwirte verstanden das Wesen ihrer Methode unrichtig, und so ging ihre Vorstellung auch als solche auf die Theorie der natürlichen Auslese über. Erst die Vergleichung der klassischen und durchaus wissenschaftlich beschriebenen Züchtungen Rimpaus mit den Erfahrungen Nilssons führte mich, wenn auch spät, zu einer befriedigenden Einsicht[2]). Es stellte sich heraus, daß Rimpau, obgleich er glaubte, nur die ertragreichsten Aehren einer gleichförmigen Rasse am Anfange ausgesucht zu haben, tatsächlich die besten Kleinarten aus einem formenreichen Gemische gewählt hat. Aus diesen eliminierte er dann in einer Kultur von 10—20 Jahren allmählich diejenigen Formen, welche durch irgend einen Mangel hinter der allerbesten zurückstanden. Schließlich behielt er nur diese übrig; sie war jetzt rein und Rückschlägen nicht mehr ausgesetzt, wie namentlich

---

1) Journal of the Washington Academy of Sciences, Vol. II, 1912, Nr. 9, S. 222.

2) *Opera VI*, S. 421.

die Kulturen von Schribaux im Norden Frankreichs erwiesen haben. Jetzt findet dieses Prinzip allgemeine Anerkennung; führt man es aber in Darwins Vergleichung der künstlichen und der natürlichen Auslese ein, so läßt sich unmittelbar folgern, daß auch die letztere aus vorher vorhandenen Kleinarten, d. h. also aus vorher entstandenen Mutationen auswählt.

Jetzt komme ich zu der Besprechung der beiden wichtigsten Theorien, welche sich neben der Darwin'schen Selektionslehre einen gewissen Anhang erworben haben, und auch jetzt noch von verschiedenen Forschern verteidigt werden. Es sind die Lehre von der *Orthogenesis* und der *Neo-Lamarckismus* oder die Theorie der direkten Bewirkung. Die erstere bezieht sich auf die Evolution der Hauptlinien des Stammbaumes im Pflanzen- und im Tierreich, die letztere auf die Anpassungen in den letzten Verzweigungen dieser Stammbäume. Beide sind nach meiner Ansicht der Mutationslehre keineswegs entgegengesetzt, da sie ein anderes Gebiet wie diese betreten. Und dieses geht wohl am klarsten aus dem merkwürdigen Umstande hervor, daß die Orthogenesisten die neue Lehre für die Anpassungen als richtig anerkennen, während die Neo-Lamarckianer sie gerade auf die Entstehung der Hauptabteilungen beschränken wollen. Alle erkennen sie den Mutationsvorgang als die normale Entstehungsweise der Arten an, und machen nur eine Ausnahme für das speziell von ihnen betretene Gebiet[1]).

Bevor ich näher auf diese Punkte eingehe, ist es erforderlich, hier die von Nägeli eingeführte Unterscheidung zwischen Organisations- und Anpassungsmerkmalen zu beleuchten. Die ersteren sind die Charaktere der Familien und der älteren Gruppen; sie sind in uralten geologischen Zeiten entstanden, über deren Klima und Lebewelt wir zwar in vielen Fällen in allgemeinen Zügen unterrichtet sind, für welche wir uns aber in Bezug auf die Lebenslage der einzelnen Arten, über die Anforderungen, welche der Kampf ums Dasein an sie stellte, und somit über ihre Aussichten, unter dem Einflusse dieser Agentien sich zu höheren Formen zu entwickeln, nur poetische Vorstellungen[2]) machen können. Die Organisationsmerk-

1) Von Wettstein, Handbuch S. 36; Strasburger, Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. 37, S. 518 usw.

2) Dieser Ausdruck soll keinen Vorwurf enthalten. Im Gegenteil bediene ich mich oft vorzugsweise einer solchen poetischen Darstellungsweise, rechne dabei aber stets darauf, daß meine Leser sie als solche würdigen werden. Kritiken, in denen der Kritiker dieses übersehen hat, haben mich mehrfach in hohem Grade amüsiert.

male sollen in wesentlich anderer Weise entstanden sein als die Anpassungsmerkmale. Bei den ersteren spielten die inneren, bei den letzteren aber die äußeren Ursachen die Hauptrolle. Die letzteren sind auf die allerjüngsten Eigenschaften beschränkt, wie der hervorragendste Verteidiger des Neo-Lamarckismus, von Wettstein, ausdrücklich betont, wenn er sagt: „So weit unsere Erfahrungen reichen, können wir annehmen, daß durch direkte Anpassung zunächst *nichts absolut Neues* entsteht, sondern insbesondere eine Steigerung oder Abschwächung schon vorhandener Eigentümlichkeiten auftritt.“ Und daran knüpft er die nicht weniger klare Bemerkung, daß nach längerer Wirkung der Anpassung, insbesondere nach dem Aussterben von den Uebergang darstellenden Mittelformen, allerdings auch Anpassungsmerkmale *„den Eindruck wesentlicher Abweichungen“* werden hervorrufen können[1]).

Die Organisations- und Anpassungsmerkmale umfassen aber offenbar die ganze Reihe der systematischen Unterschiede nicht. Die ersteren sind auf die größeren Gruppen beschränkt und wesentlich für sie ist, daß sie keine Beziehungen zum Kampf ums Dasein zeigen, wenigstens nicht in der Jetztzeit. Die letzteren beziehen sich auf die Merkmale der jüngsten systematischen Gruppen, in der Regel also auf die Arten und Kleinarten. Zwischen beiden bleibt eine weite Kluft, welche aber gerade die für die Evolutionslehre wichtigsten Fälle enthält. Große und somit wohl auch sehr alte Gruppen, wie die meisten Cactaceen und Euphorbiaceen, zeigen oft gerade die schönsten Einrichtungen für ein Leben unter stark spezialisierten Bedingungen. Diese sind aber weder Organisationsmerkmale nach Nägeli, noch auch Anpassungsmerkmale im Sinne von Wettsteins. Es scheint mir unumgänglich, sie in eine besondere Abteilung zusammenzufassen, und ich werde für diese den Namen der *Spezialisationsmerkmale* benutzen. Die zu dieser Gruppe gehörigen Fälle beziehen sich auf Pflanzen, welche in ganz auffallenden Richtungen stark differenziert sind; ob dieses für sie nützlich oder nur unschädlich ist, ist allerdings eine auf empirischem Grunde meist schwierig zu beantwortende Frage. Dem Laien machen sie aber den Eindruck der schönsten Anpassungen.

Das Wesen sowohl der Orthogenesis als auch der direkten Bewirkung ist uns nicht klar, wie namentlich Warming für die letztere hervorhebt. Dieser nimmt eine bestimmte Beziehung zwischen den äußeren Faktoren und dem Nutzen der von ihnen hervorge-

---

1) R. von Wettstein, Handbuch der systematischen Botanik, 1901, S. 44.

rufenen Variationen an; diese Beziehung selbst ist aber „*of obscure nature*“[1]). Unter diesen Umständen scheint es wohl gestattet anzunehmen, daß die direkte Bewirkung nicht eine einfache mystische Naturkraft ist, sondern durch das Zusammenwirken mehrerer Faktoren zu Stande kommt. Dann aber muß eine Analyse dieser „Kraft“ möglich sein, und es will mir scheinen, daß für eine solche gerade die Mutations-Theorie einen kräftigen Hebel bietet. Dasselbe gilt mit den entsprechenden Veränderungen von der Orthogenesis. Ueber diese sagt Coulter folgendes: Früher schien es wohl zulässig, sie als „a mysterious principle inherent in organic life“ oder als eine innere, die Variationsrichtung angebende Kraft aufzufassen, aber in neuerer Zeit, nachdem die Rolle der Lebenslage bezw. der äußeren Faktoren bei den Erscheinungen der Variation in den Vordergrund des Interesses getreten ist, genügt diese Ansicht wohl nicht mehr. Aber es ist doch immer noch sehr ungewiß, wie die äußeren Einflüsse wirken und welcher Natur sie sind[2]). Und daran knüpft er dann die Bemerkung, welche ich schon oben besprochen habe, daß natürliche Auslese, Mutation und Orthogenesis einander keineswegs ausschließen.

Betrachten wir jede der drei unterschiedenen Gruppen für sich. Für die Orthogenesis beschränken wir uns auf zwei Punkte. Erstens die Möglichkeit, daß nicht die Variation, sondern die Selektion während bestimmter geologischer Perioden in derselben Richtung gearbeitet haben kann. Obgleich wir, wie bereits bemerkt, von den Faktoren des Kampfes ums Dasein in jenen alten Zeiten viel zu wenig wissen, scheint mir dieses gar nicht ohne weiteres verneint werden zu können. Gibt man dieses zu, so kann die Variation auch damals eine richtungslose gewesen sein; gibt man es nicht zu, so bleibt die zweite Frage offen, ob die in bestimmter Richtung fortschreitende Variation zu der Abteilung der Fluktuationen oder zu jener der Mutationen gehörte. Und da die ersteren geradlinig sind und nur ein Mehr oder Weniger der bereits vorhandenen Eigenschaft bedingen, so würde es auf der Hand liegen, hier von aufeinander folgenden, in bestimmten Richtungen stattfindenden Mutationen zu sprechen. Das würde aber im wesentlichen mit der Ansicht der richtungslosen Mutationen übereinstimmen, da ja alle in falscher Richtung stattfindenden Veränderungen doch bald wieder verschwinden würden. Wie dem auch sei, es liegt mir nur daran

1) Warming, Oecology of plants, 1909, S. 370.
2) Coulter, Barnes and Cowles, Textbook of botany, Vol. I, S. 290.

zu zeigen, daß auch auf einem solchen hypothetischen und dem persönlichen Geschmack in hohem Grade überlassenen Gebiete die Mutationslehre doch die meisten Aussichten hat, sich unseren Kenntnissen ohne Zuhilfenahme weiterer Hypothesen anzuschmiegen. Dabei möchte ich daran erinnern, daß von den Paläontologen gerade für die orthogenetischen Entwickelungsreihen die Wahrscheinlichkeit des Mutationsvorganges anerkannt wird. Die Auffassung der Orthogenesis als durch orthogenetische Selektion geleitete Mutation scheint mir somit die am besten befriedigende.

Daß die *Anpassungsmerkmale* nicht durch Selektion, sondern nur durch direkte Bewirkung entstehen können, wurde früher wesentlich aus dem Umstande abgeleitet, daß sehr kleine Abweichungen den erforderlichen Vorteil im Kampf ums Dasein nicht gewähren können, und daß die Selektionslehre dennoch die natürliche Auslese vom Anfang an mußte eingreifen lassen[1]). Diese Schwierigkeit wird bekanntlich von der Mutationslehre völlig aufgehoben, wie jetzt auch wohl von den meisten Schriftstellern anerkannt wird. Verschiedene Vergleiche werden versucht. So genügt für von Wettstein die direkte Bewirkung an sich, während Strasburger meint, daß sie stets von Selektion begleitet sein muß, um Erfolg zu haben. Das würde die Theorie aber im Grunde überflüssig machen.

Zwei Einwände sind hier besonders hervorzuheben. Erstens sind die in den Artdiagnosen angeführten differentiellen Merkmale tatsächlich in weitaus den meisten Fällen keine Anpassungen, und zweitens findet man bei zahlreichen Schriftstellern eine fortwährende Verwechslung der Plastizität mit der phylogenetischen Anpassung.

Berücksichtigt man auf Exkursionen oder beim Bestimmen von Pflanzen die Frage nach dem Nutzen der in den diagnostischen Tabellen aufgeführten Merkmale, so überzeugt man sich bald, daß die betreffenden Eigenschaften zumeist deutlich ohne Nutzen sind, oder daß doch wenigstens nur durch poetische Zumutungen ein Nutzen angegeben werden kann. *Ranunculus bulbosus* und *R. Philonotis* haben einen zurückgeschlagenen Kelch, *Myosotis versicolor* öffnet seine Blüten, bevor die Krone sich blau färbt, *Viola arvensis* hat die Kelchblätter länger als die Krone, die *Umbelliferen* unterscheiden sich voneinander durch den Mangel oder die Anwesenheit des allgemeinen und des partiellen Involucrums, *Spergula Morisonii* hat einen schmalen Flugring um die Samen, *Taraxacum*-Arten sind

1) Von Wettstein, Handbuch S. 39.

apogam, und so geht es in fast unendlicher Reihe weiter. Wozu dienen diese Eigenschaften? Die Antwort lautet fast stets: zu gar nichts, denn die nächsten Verwandten können ihr Leben ebenso gut ohne ihren Besitz fristen. Von den Kleinarten gilt dieses in noch höherem Grade, ebenso nach Willis von den Endemismen, soweit sie nicht Relikte[1]) sind, sondern inmitten ihrer vermutlichen Vorfahren wachsen. Auch macht man sich über den Nutzen von Eigenschaften oft ganz falsche Vorstellungen. Die rote Blütenfarbe soll bestimmte Insekten anlocken und dadurch nützlich sein; tatsächlich ist sie aber gar oft nur eine lokale Aeußerung einer im Organismus auch sonst wirksamen Eigenschaft. Denn viele weißblütige Varietäten sind im Kampf ums Dasein schwächer als die gefärbtblütige Art; daher verschwinden sie in der Natur oft so bald nach ihrem Auftreten. Und dieser Kampf wird während des vegetativen Lebens, unabhängig von der Befruchtung ausgefochten: die rot- und blaublütigen Exemplare perennierender Arten halten aus, wenn die weißblütigen bereits längst zu Grunde gegangen sind (z. B. *Daphne Mezereum* in einer hiesigen Kultur).

Zwischen *Ranunculus bulbosus* und *R. Philonotis* entscheiden im Kampf ums Dasein nicht die an Herbar-Exemplaren noch sichtbaren Unterschiede, sondern die „Vorliebe" der einen für trockene und der anderen für feuchte Standörter. Aehnliche Fälle sind zahlreich, vielleicht viel zahlreicher als die Fälle des Nutzens elementarer, nicht durch das Zusammenwirken mehrerer Eigenschaften bedingter Merkmale.

Die Fälle, in denen die Artbildung der direkten Bewirkung zugeschrieben wird, lassen sich in der Regel ebenso leicht durch Mutation wie durch die allmähliche Anhäufung kleinster Abweichungen erklären. Von Wettstein führt namentlich den Saisondimorphismus als Beispiel an. Gewisse Pflanzen der Alpenweiden erscheinen in zwei elementaren Arten, deren eine ihre Samen reift bevor die Wiesen im Sommer gemäht werden, während die andere erst nach dieser Zeit ihr kräftiges Wachstum anfängt. Als man die große Bedeutung und das allgemeine Vorkommen der Kleinarten noch nicht kannte, lag es auf der Hand, hierin eine besondere Anpassung zu erblicken. Beim jetzigen Stande unserer Kenntnisse ist die Vorstellung aber ebenso erlaubt, daß das Mähen aus bereits vorher vorhandenen elementaren Arten gewählt hat, in ähnlicher Weise wie die bewußte Selektion auf den Getreideäckern Nilssons.

---

1) Vergl. P. Graebner, Lehrbuch der Pflanzengeographie, 1910, S. 70.

In dieser Weise läßt sich die Vorstellung der direkten Bewirkung ganz gut mit der Mutationslehre verbinden. Die Arten haben die Fähigkeit, sich den obwaltenden Verhältnissen anzupassen, sie leisten dieses aber durch ihren Reichtum an vielseitig ausgebildeten Kleinarten.

Unser zweite Einwand bezog sich auf die Erscheinungen der Plastizität. Man versteht darunter das Vermögen vieler Arten, unter oft weit verschiedenen Lebensbedingungen wachsen zu können. Häufig gehen damit auffallende Aenderungen in den Größenverhältnissen und anderen Merkmalen zusammen, bisweilen sogar so auffallende Unterschiede, daß die beiden Typen auf dem ersten Blick für verschiedene Arten gehalten werden können. Das bekannteste Beispiel bildet *Polygonum amphibium*, dessen Landform mehrfach als besondere Art unter dem Namen *P. Hartwegii* beschrieben worden ist, bis Massart zeigte, daß man durch Umpflanzen jedesmal die eine in die andere Form überführen kann, ja daß beide Typen als Zweige eines einzelnen Individuums erscheinen können. Für die Alpenpflanzen zeigte Bonnier, daß es genügt, Rhizomstücke in die Ebene zu verpflanzen, um den für niedrige Regionen bekannten Typus entstehen zu sehen. Ueberall, wo die Pflanzen durch Teilung auf vegetativem Wege vermehrt werden können, läßt sich in dieser Weise zeigen, daß ihre Plastizität, d. h. ihre sogenannte Anpassungsfähigkeit eine latent vorhandene und auf den äußeren Reiz meist unmittelbar reagierende Eigenschaft ist. Und da ist wohl der Schluß erlaubt, daß diese Folgerung auch auf die einjährigen Arten ausgedehnt werden darf. Das Vermögen zahlreicher Salpeter liebender Kräuter, um auf reichem Boden zu riesenhaften Stauden heranzuwachsen, an armen oder trockenen Stellen aber ganz klein zu bleiben und oft mit einer einzigen Blüte und Frucht abzuschließen (z. B. *Datura Stramonium*), ist wohl eine der direktesten Anpassungen, geht aber offenbar ohne Veränderung der erblichen Anlagen vor sich.

In allen diesen Fällen ist es klar, daß die Analogie zwischen diesen Anpassungen und der Neubildung von Arten nur eine scheinbare ist. Eigenschaften, welche mitunter, wie bei manchen Alpenpflanzen, während Jahrtausende unwirksam geblieben sind, treten plötzlich in die Erscheinung, sie tun dies aber jedesmal, wenn der entsprechende Reiz auf die Pflanzen einwirkt. Ohne Zweifel sind viele dieser Eigenschaften nützlich; das beweist aber noch nicht, daß sie unter dem Einflusse dieses Nutzens entstanden sind. Ebenso erlaubt ist die Annahme, daß sie durch Mutation gebildet

worden sind, und daß sie sich somit der allgemeinen Regel fügen und keiner Hilfshypothesen bedürfen. Die Arbeiten von Costantin, Goebel, Klebs, Stahl, Vöchting, Frank, Karsten und vielen anderen Forschern haben unsere Kenntnis über die Plastizität zu einem eigenen Gebiete innerhalb der Botanik erhoben; überall zeigt sich aber die Richtigkeit unserer Folgerung, daß die Uebereinstimmung mit dem Prozesse der Artbildung keine wesentliche Bedeutung hat. Die Natur macht auf den Beobachter oft den Eindruck, daß die Pflanzen und Tiere in ihren Eigenschaften und in ihrer Entwickelungsweise in schönster Harmonie mit ihrer Umgebung stehen, und nur zu leicht läßt man sich zu der Folgerung verführen, daß die Organismen im Allgemeinen an ihre Lebenslage angepaßt seien. Diese Folgerung ist aber oft nur ein Postulat und kein Erfahrungssatz. Selbstverständlich können die Organismen nicht unter allzu ungünstigen Bedingungen leben, und sieht man im Großen und Ganzen somit nur mehr oder weniger gut passende Formen. Tatsächlich nehmen die meisten Pflanzen in der Natur mit einer Lebenslage vorlieb, welche für sie nicht die beste ist; bringt der Welthandel sie zufällig in andere Länder, so sieht man sie oft viel üppiger gedeihen und sich viel rascher vermehren. Den neuen, ihnen bis dahin unbekannten Lagen sind sie besser angepaßt als ihrer ursprünglichen Heimat.

Als dritte Gruppe habe ich die *Spezialisationsmerkmale* unterschieden. Sie stehen zwischen den Organisationsmerkmalen Nägelis, welche keine Beziehungen zur Außenwelt zeigen, und den Anpassungsmerkmalen von Wettsteins, welche keine wesentlich neuen Kennzeichen darstellen. Auch muß es jedem auffallen, daß gerade die schönsten Beispiele sogenannter Anpassungen nicht als Merkmale von Arten, sondern als Eigenschaften von Geschlechtern oder größeren Gruppen, ja sogar von ganzen Familien auftreten. Geologisch gesprochen sind sie somit so alt, daß die Beurteilung der einzelnen Faktoren der Lebenslage, unter der sie sich gebildet haben, sich unserem Urteile entzieht. Auch beruhen sie nicht jede auf einer einzigen Charakter-Einheit, sondern wohl stets auf sehr komplizierten, nur durch eine Reihe von Umwandlungen erreichbaren Gruppen von Eigenschaften. Ich brauche nur an die Blüten der Orchideen, an die insektenfressenden Pflanzen, an manche Schling- und Rankenpflanzen, an die Wurzelknöllchen der Leguminosen, an die Cactaceen und die Euphorbiaceen der Wüsten zu erinnern. Sie sind alle sehr stark spezialisiert, und dieses mag ihnen in vielen Fällen nützlich sein. Doch scheint es mir, daß der Nutzen sehr oft über-

schätzt wird und wesentlich nur in einer Kompensation schädlicher Eigenschaften gesucht werden sollte. Auch zeigen neuere Untersuchungen vielfach, daß der vermeinte Nutzen wenigstens in der Jetztzeit nicht besteht. So ist die Heterostylie der Primeln nach Weiss eher schädlich als nützlich, und schrecken die Blüten der *Orchis* und der *Ophrys* die besuchenden Insekten nach Detto mehr ab, als daß sie sie anziehen. Die von Burck beschriebenen, sich nicht öffnenden, aber dennoch mit Blütenstaub gefüllten Antheren von *Mimulus* und *Torenia* bedeuten nur eine nutzlose Verschwendung. Der Sonnentau ist durch seinen Insektenfang gar nicht merklich im Vorteil, verglichen mit den Arten, mit denen er zusammen wächst, und kann auf reicherem Boden auch ohne Insekten gedeihen. Die Arten der *Utricularia* sind für den Fang von Wassertierchen in schönster Weise spezialisiert, ob ihnen das aber im Kampf ums Dasein mit den anderen Wasserpflanzen nützt, weiß niemand.

Nehmen wir aber an, daß sie sich unter dem Einflusse ihres Nutzens ausgebildet haben, so gibt uns dieses in die Entstehungsweise der einzelnen Faktoren jener Eigenschaftskomplexe noch gar keine Einsicht. Weder diese Theorie noch auch die Erfahrung entscheiden darüber, ob diese Einheiten jede für sich sprungweise, d. h. als Mutation, oder durch Anhäufung kleinster Abweichungen, d. h. also aus Fluktuationen mit oder ohne Orthogenesis und direkte Bewirkung entstanden sind. M. a. W., es liegt gar kein triftiger Grund vor, um für ihre Ausbildung zu besonderen Hilfshypothesen zu greifen. Die Vorstellung, daß die Artmerkmale hier in derselben Weise entstanden sind, wie sonst, kann unserm Erklärungsbedürfnisse in ebenso hohem, vielleicht sogar in höherem Grade genügen als jede abweichende Annahme.

Nach diesen Betrachtungen allgemeiner Natur kehre ich wieder zu der experimentellen Seite unserer Frage zurück. Hier sind noch zwei Sätze etwas eingehender zu beleuchten. Erstens, daß durch Fluktuation unter dem Einflusse der Auslese keine konstante, von der weiteren Auslese unabhängige Rassen entstehen, und zweitens, daß Mutationen tatsächlich solche Rassen ins Leben rufen.

Bei der Selektion hat man stets zwischen reinen elementaren Arten und systematischen oder Sammelarten zu unterscheiden. Im ersteren Falle sucht man die Kleinart selbst zu verbessern, im letzteren wählt man aus dem Gemische nur die beste der bereits vorhandenen erblichen Sorten aus. Die mit so klarem wissenschaftlichem Verständnis durchgeführten praktischen Züchtungen von Getreidesorten und anderen landwirtschaftlichen Gewächsen Nils-

sons haben wohl jeden Zweifel an der Gültigkeit dieses Satzes verschwinden lassen. Die reinen von ihm isolierten Rassen können durch Mutationen und durch zufällige Kreuzungen bisweilen Neuheiten hervorbringen, solche treten dann aber immer plötzlich zu Tage. Durch anhaltende Zuchtwahl aber lassen sie sich nicht verbessern. Dies gilt auch für die älteren mehr oder weniger unbewußt rein gezüchteten Kleinarten der Landwirtschaft.

Innerhalb der elementaren Arten führt die künstliche Auslese in vielen Fällen zu wesentlichen und in gewissem Grade erblichen Verbesserungen, in anderen aber nicht. Unabhängig von der Selektion werden solche Rassen aber nicht. Die Kulturgeschichte der Zuckerrüben ist hier besonders lehrreich. Diese Rübe umfaßt eine gewisse Reihe von Kleinarten; fast jede größere Fabrik hat ihre eigene Sorte, welche sie durch sogenannte Familienzucht rein gemacht hat. Bei der Familienzucht geht man von einzeln gewählten Mutterpflanzen aus, jede Familie stammt somit von einer einzigen vorzüglichen Pflanze ab. Den etwaigen Einfluß fremden Pollens entfernt man nachher durch entsprechende Selektion in den nächsten Generationen. Von solchen Eliterassen wird dann alljährlich ein für die Großkultur bestimmter Zweig abgeleitet. Dieser darf aber nicht ohne weitere Auslese auf Grund äußerer Merkmale sowie des Zuckergehaltes bis ins hunderttausendfache vermehrt werden; die Vermehrung muß unter entsprechender Zuchtwahl stattfinden, denn sonst würde die Kultur rasch bis weit unterhalb der Anforderungen der Praxis zurückgehen. Zuckerreiche Rassen, welche sich ohne Zuchtwahl auf ihrer Höhe erhalten, gibt es nicht.

An die Zuckerrüben schließen sich manche Rassen gefülltblütiger Varietäten von Gartenpflanzen an. In den meisten Fällen ist die betreffende Varietät nur einmal entstanden und somit eine reine Elementarart. Die Züchter wählen aber die Samen von den besten Exemplaren, damit unter den Keimen der Prozentsatz an schöngefüllten Exemplaren ein so hoher sei wie nur möglich. Diese Samenverbesserung wirkt aber nur für die allernächsten Generationen, und somit muß die Auswahl jedes Jahr wiederholt werden. Zahlreiche weitere Beispiele ließen sich anführen, und es scheint dabei allgemein die Regel zu gelten, daß die Selektionsmerkmale in ihrer Ausbildung wesentlich von der Ernährung abhangen, m. a. W., daß die Selektion nur die Wahl der am besten ernährten Individuen zu Samenträgern ist. Wirkt die Ernährung, durch die bessere Ausbildung der Samen, durch einige wenige Generationen

hindurch, so erhält man die sogenannten erblichen Hochzuchten, welche aber dennoch nach zwei bis drei Generationen zu „verlaufen“ pflegen.

Ein ausgezeichnetes Material zum Studium dieser Hochzuchten bilden die trikotylen und synkotylen Keimpflanzen. Ich habe von diesen einige Rassen gezüchtet, deren Gehalt an solchen Keimen unter gewöhnlichen Umständen etwa 50prozentig war, aber durch Auslese einerseits auf 90 % und mehr hinaufgeführt, andererseits auf 10 % und weniger hinabgedrückt werden konnte. Man muß dabei aber nicht als Samenträger die Exemplare mit drei oder mit verwachsenen Kotylen wählen, sondern jene, welche in ihren eigenen Samen den größten Gehalt an abweichenden Keimen besitzen, unabhängig von der Frage, wie sie selbst in ihrer ersten Jugend gestaltet gewesen sind. Auffallenderweise gelingen solche Zuchten bei künstlicher und reiner Selbstbefruchtung (*Oenothera hirtella*, *Antirhinum majus*) und bei Insektenbestäubung gleich gut, und führen sie in derselben kleinen Anzahl von Generationen zum Ziel.

In vielen solchen Fällen handelt es sich, wie hier, um Zwischenrassen, d. h. um solche, welche zwischen zwei idealen Typen (z. B. zwischen reiner Dikotylie und ausschließlicher Trikotylie) schwanken, ohne je dauernd in die eine oder die andere übergehen zu können. Hier ist die Variation offenbar eine besonders weite, und kann die Selektion somit leicht wirksam eingreifen. Nur wiederhole ich, daß man nicht nach den äußeren Merkmalen der Samenträger, sondern nach deren Erbschaften oder Erbzahlen (in den Nachkommen gezählt) wählen soll.

In anderen Fällen ist die Variationsweite innerhalb der elementaren Arten eine viel geringere, und dann ist häufig durch Selektion gar keine anhaltende Verbesserung zu erreichen. Solche Fälle sind von Johannsen untersucht worden, und seine Resultate können als eine der wichtigsten Stützen für die Mutationstheorie gelten, da es jedem klar ist, daß dort, wo die Auslese gar nichts verbessern kann, sie auch nicht zu der Entstehung von neuen Rassen oder Arten zu führen vermag. Um von der Reinheit seiner Kultur völlig sicher zu sein, beschränkt Johannsen sich auf die für Selbstbefruchtung eingerichteten Arten, welche leider in der Natur weit weniger zahlreich sind, als man gewöhnlich annimmt. Ferner geht er stets von einer einzigen rein befruchteten Mutterpflanze aus und befolgt hierin das von mir in meiner Mutationstheorie durchgeführte und von Nilsson in die landwirtschaftliche Praxis eingeführte Prinzip. Er nennt solche von einzeln gewählten Mutterpflanzen abgeleitete Kulturen

„reine Linien“. Diese Methode hat bald allgemeine Anerkennung gefunden und dadurch zur weiten Verbreitung der neuen Lehre sehr wesentlich beigetragen. Innerhalb dieser reinen Linien vermag die Selektion in den von ihm gewählten und analogen Beispielen keine merkliche Verbesserung anzubringen; Hochzuchten gibt es da nicht, und somit auch keine Aussicht, durch sie zu neuen konstanten Rassen zu gelangen. Die Bedeutung dieses Prinzipes scheint eine sehr große zu sein, und ohne weiteres auf viel längere Zeiten als diejenigen eines Experimentes ausgedehnt werden zu können. Dieses lehren nach meiner Auffassung die Versuche von Bonnier mit den Alpenpflanzen. Hier züchtet die Natur alljährlich, in manchen Fällen wohl seit der letzten Eisperiode. Dennoch sind die Alpenpflanzen nicht in dem Sinne rein geworden, daß sie ausschließlich ihrer selektierenden Lebenslage angepaßt sein sollten. Sie haben das Vermögen, sich den Bedingungen der Ebene anzupassen, anscheinend trotz so langer Selektion, völlig beibehalten.

Jetzt kommen wir zu unserm zweiten Satze (s. S. 530), und haben zu beweisen, daß Mutationen erbliche und von etwaiger Selektion unabhängige Rassen hervorbringen können. Wir unterscheiden dabei zunächst die nur nachher beobachteten und die vorher kontrollierten Fälle. Die ersteren wollen wir empirische, die letzteren aber Stammbaum-Mutationen nennen. Zu der ersteren Gruppe gehören die zahlreichen, im freien Felde und im Gartenbau wohl konstatierten Neubildungen von Kleinarten, zu der letzteren die in vorsichtig geleiteten Kulturen im Versuchsgarten nach Verlauf einiger Generationen eintretenden. Bei den empirischen Mutationen hat man aus den beim Auffinden gemachten Beobachtungen auf die Vorfahren des Mutanten zu schließen, und mehrfach ist dabei die Wahrscheinlichkeit völlig überzeugend. Bei den Stammbaum-Mutationen kennt man die individuellen Vorfahren empirisch. Dazu kommt, daß nur diese Fälle sich zu weiteren Experimenten über die Bedingungen des Mutierens eignen.

Das älteste und am besten bekannte Beispiel empirischer Mutationen ist wohl das plötzliche Entstehen von *Chelidonium laciniatum*. Eine möglichst vollständige Uebersicht habe ich dann in meiner Mutationstheorie gegeben, während Korshinsky eine Zusammenstellung der einschlägigen gärtnerischen Beobachtungen gab. Diesen Beispielen haben namentlich Solms-Laubach die *Capsella Heegeri* und Blaringhem die *C. Viguieri* und andere zugefügt, und fast alljährlich hat die Liste guter Beispiele zugenommen. Die Tatsache selbst ist somit jetzt wohl über allen Zweifel erhoben.

Als Beispiele von Stammbaum-Mutationen habe ich in meiner Mutations-Theorie namentlich zwei Fälle ausführlich beschrieben. Sie beziehen sich auf die pelorische *Linaria vulgaris* und auf das gefüllte *Chrysanthemum segetum.* Indem ich für den Verlauf der Versuche auf die genannte Quelle verweise, möchte ich hier näher auf die kritische und methodologische Seite eingehen.

Bei der pelorischen *Linaria* handelte es sich darum, die oft im Freien beobachteten Fälle vom Auftreten der Neuheit experimentell zu kontrollieren, d. h. zu versuchen, einen solchen Fall in einer gut überwachten Stammbaumzucht auftreten zu sehen. Die vorher von zahlreichen Forschern gemachten Beobachtungen deuteten klar auf ein plötzliches Entstehen, ohne Uebergänge und ohne Zwischenstufen. Es handelte sich aber darum, diese Entstehung selbst zu sehen. Selbstverständlich beruhen die pelorischen Blüten auf dem Verlust, bezw. dem Latentwerden des symmetrischen Baues, aber weitaus die meisten bis jetzt bekannten empirischen Mutationen sind solche Verlustformen und es liegt vorläufig kein Grund vor anzunehmen, daß progressive Veränderungen sich in dieser Beziehung anders verhalten würden. In meinem Versuche trat die erste, in allen Blüten ausnahmslos pelorische Pflanze in der vierten Generation auf; ihr folgten bald andere und es ließ sich feststellen, daß sie in etwa 1 % der Individuen und in aufeinanderfolgenden Generationen, also zu wiederholten Malen gebildet werden. Leider waren diese Pelorien fast ganz steril und gelang es nur aus etwas über 100 Samen, blühende Exemplare zu erziehen. Diese wiederholten die Abnormalität wenn auch mit einzelnen, vielleicht durch die außerordentlichen Schwierigkeiten der Samengewinnung bedingten Ausnahmen. Uebergänge und Zwischenformen gab es in diesem Versuche nicht, weder in der Zahl der Sporne pro Blüte, noch in der der pelorischen Blüten pro Pflanze. Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, daß ein einzelner solcher Stammbaumversuch eine weit tiefere Einsicht in die Erscheinung gestattet als eine ganze Reihe von nur empirisch beobachteten Mutationen.

Etwas anders liegt der Fall des *Chrysanthemum segetum plenum.* Das Prinzip dieses Versuches beruht auf zwei empirischen Sätzen. Erstens, daß die Selektion innerhalb einer reinen Rasse nur die Wahl der am besten ernährten Individuen ist. Zweitens, daß sehr kräftige Ernährung die Aussicht auf das Eintreten von Mutationen steigert. Aus der Verbindung dieser beiden Erfahrungen läßt sich folgern, daß man für Mutationsversuche eine sehr gute Kultur mit

möglichst scharfer Selektion zu vereinigen hat. Ferner läßt sich ein dritter Satz anwenden, der von den empfindlichen Perioden in der Entwickelung stark variabler Eigenschaften handelt. Dieser lehrt, daß die Selektion gerade die in den sensiblen Perioden der ausgewählten Eigenschaft am üppigsten gedeihenden Exemplare wählt, und daraus ergibt sich, daß die Aussicht auf neue Mutationen sehr wesentlich auf solche Merkmale gerichtet sein wird, welche entweder künstlich selbst selektiert, oder doch mit der ausgewählten im Keimplasma am nächsten verbunden sind.

Wendet man diese Auseinandersetzung, deren Berücksichtigung ich einem Jeden bei solchen Versuchen empfehlen möchte, auf unseren Fall an, so darf man schließen, daß die Aussicht auf eine gefüllte Varietät durch die Züchtung in der Richtung der Vermehrung der Strahlenblüten wesentlich erhöht werden kann. Die Vermehrung der Strahlenblüten bezieht sich auf den Rand des Körbchens, während die Füllung in der Mitte der Scheibe von Röhrenblütchen stattfindet. Die beiden Erscheinungen sind somit wesentlich verschieden und waren auch in meinem Versuche nicht durch Uebergänge oder Zwischenstufen verbunden.

Durch scharfe Auslese gelang es mir im Laufe von fünf Generationen die Zahl der Randzungen allmählich von 21 auf 34 im Mittel, bei einem Extrem von etwa 66, zu erhöhen. Dann trat plötzlich die Umwandlung einzelner Röhrenblüten inmitten der Scheibe in Zungen ein und zwar in einer der an Strahlenblüten reichsten Pflanzen. Die Samen dieser Mutante wurden isoliert ausgesät und gaben im nächsten Jahre die gefülltblütige Rasse in voller Ausbildung. Es liegt auf der Hand anzunehmen, daß die zahlreichen gärtnerischen Varietäten von Komposieten mit gefüllten Körbchen, im Freien oder im Garten, in ähnlicher Weise entstanden sind, wenn auch die Auslese wohl meist eine natürliche oder wenigstens eine unbewußte gewesen ist.

In derselben Weise habe ich durch Züchtung trikotyler Exemplare von *Dracocephalum moldavicum* eine zwangsgedrehte Rasse erhalten. Ich machte den Versuch auf Grund des Vorkommens einer solchen Rasse bei einer verwandten Art. Doch gelingen solche Stammbaum-Kulturen bei weitem nicht immer. So habe ich vergeblich danach gestrebt, ein petaloman gefülltes *Ranunculus bulbosus* künstlich herzustellen, obgleich die entsprechende Varietät im Freien bisweilen gefunden wird. Ebenso gelang es mir weder einen rein vierblättrigen, noch einen rein fünf- oder siebenblättrigen Rotklee

herzustellen. Doch mag immerhin eine nicht genügend vollständige Kenntnis der besten Kulturbedingungen für die einzelnen Versuche an diesem Mißlingen einen Anteil gehabt haben.

Der Fortschritt der Mutationslehre scheint mir jetzt wesentlich der Durchführung zahlreicher solcher Stammbaum-Kulturen zu bedürfen. Die in der Natur oder in den Gärtnereien vorkommenden Fälle sollten an denselben oder an verwandten Arten experimentell nachgeprüft werden. Was jetzt auf Grund indirekter Schlüsse wohl allgemein anerkannt wird, wird dadurch zum Erfahrungssatz werden können. Und der Experimentator erhält dabei das Material, nicht nur um die Tatsache selbst zu beweisen, sondern, was ja viel wichtiger ist, um die Gesetze des Mutierens in weiterem Kreise zu untersuchen und die inneren und äußeren Vorgänge ans Licht zu bringen. Der Weg zur Erzeugung willkürlich ersonnener Neuheiten fängt hier an; wie lang er ist und welchen Schwierigkeiten man auf ihm begegnen wird, wird hoffentlich nicht allzu lange unbekannt bleiben.

In der Natur hat die Artbildung nach aller Wahrscheinlichkeit bald vereinzelt, bald gruppenweise stattgefunden. Welchen Anteil jeder dieser beiden Typen an der phyletischen Entwickelung gehabt hat, ist vorwiegend Sache der Paläontologie. Diese hat zu zeigen, ob die Hauptstämme des Pflanzen- und Tierreichs durch die Mutationsperioden gehen, oder ob die polymorphen Gruppen sich wesentlich nur auf Seitenzweigen des Stammbaumes vorfinden. So viel man jetzt die Sachlage übersehen kann, scheint beides vorzukommen. In der Jetztzeit sind die polymorphen Gattungen und Arten, die Nebelflecke der älteren Systematiker und die Gruppen explosiv erfolgter Umgestaltungen von Standfuß offenbar die Folgen von Mutationsperioden. In ihnen scheint aber das Mutationsvermögen gar häufig bereits erloschen zu sein, oder doch beschränkt auf einzelne Stammesarten, welche es bis jetzt nicht gelang inmitten ihrer zahlreichen Derivate als solche zu erkennen. Dennoch liegt es auf der Hand, daß eine gruppenweise Artbildung für das experimentelle Studium bei weitem vorteilhafter sein muß als eine vereinzelte. Hat man ja die Aussicht, in der ersteren allerhand Formen von Mutationen zusammen anzutreffen und behandeln zu können. Aus diesem Grunde habe ich mich bereits zu Anfang meiner Versuche entschlossen, eine Pflanze aufzusuchen, welche sich in einem solchen mutierenden Zustande befinden würde. Weit über hundert, meist einheimische Arten habe ich zu diesem Zwecke in meinem Versuchsgarten geprüft, doch sobald eine Art meinen

Wünschen entsprach, wieder aufgegeben. Diese Pflanze war die aus Amerika bei uns eingebürgerte *Oenothera Lamarckiana.*

Der Vorgang des Mutierens ist für diese Art in den letzten zehn Jahren von so vielen Forschern beobachtet und von manchen so gründlich studiert worden, daß die Tatsache selbst wohl über allen Zweifel erhoben ist. Allerdings steht sie bis jetzt noch vereinzelt da, doch ist es klar, daß man bei weiterem Suchen analoge Fälle finden wird. Viel umstritten ist aber die Frage nach der Bedeutung meines Beispieles für die Abstammungslehre sowie die damit zusammenhängende nach dem tieferen Wesen des Mutationsvorganges selbst. Indem ich jetzt zur Beleuchtung der wesentlichsten Punkte dieses „Kampfes um die Oenotheren" schreite, möchte ich hervorheben, daß es sich hier bei der experimentellen Behandlung nur um die Mutationen selbst, und nicht um die wesentlichste Bedingung dieser, die Prämutationen handelt. Diesen Satz habe ich aus dem alljährlich wiederholten Erscheinen derselben neuen Formen aus dem reinen Hauptstamme abgeleitet, denn dieses deutet auf einen erblichen Zustand des Keimplasma, welcher wenigstens während der ganzen, jetzt etwa 25 Jahre langen Versuchszeit derselbe geblieben sein muß. Wie und wann jene inneren Umwandlungen stattgefunden haben, deren Folgen die für uns wahrnehmbaren Mutationen sind, ist eine ganz andere Frage, welche bis jetzt nur in beschränktem Grade der experimentellen Behandlung zugänglich ist.

Diese Frage nach der Prämutation, d. h. also der Vorbereitung zur Mutabilität fällt zu einem wesentlichen Teile mit jener nach der Dauer der ganzen Mutationsperiode zusammen. Es gelang mir nachzuweisen, daß diese Dauer wenigstens ebenso lang ist, und vielleicht länger als die Zeit, welche seit der Einfuhr unserer Pflanze, um die Mitte des vorigen Jahrhunderts, vergangen ist. Denn die verschiedenen von jener Einfuhr herrührenden Hauptlinien ihrer Kultur zeigen dieselbe Mutationsfähigkeit wie die von mir ausführlich studierte Rasse.

Spätere Erfahrungen, und eine dadurch bedingte bessere Würdigung einiger älterer Beobachtungen, haben mich dazu geführt, anzunehmen, daß die Mutabilität in unserm Falle älter ist, als die Art selbst, und mit der phyletischen Entwickelung innerhalb der Gattung oder besser innerhalb der Gruppe *Onagra* sich allmählich ausgebildet hat.

Die wichtigste Tatsache ist dabei die Entdeckung, daß die europäische *Oenothera biennis* dasselbe Vermögen besitzt eine erb-

liche Zwergform hervorzubringen, wie die *O. Lamarckiana.* Stomps hat dieses in seinen Kulturen von *O. biennis cruciata* beobachtet, und auch bei mir ist es mehrfach vorgekommen. Da nun nach der herrschenden Ansicht die *O. biennis* eine der Stammformen der *O. Lamarckiana* ist, liegt es auf der Hand, anzunehmen, daß letztere dieses Vermögen von der ersteren geerbt hat. Dafür spricht auch, daß die Zwerge der *O. biennis* nicht nur in ihrer Statur, sondern auch in der auffallenden Erscheinung der Empfindlichkeit für gewisse Bakterien genau mit denen der *Lamarckiana* übereinstimmen. Auf diese Krankheit werde ich bei der Besprechung meiner *O. nanella* zurückkommen. Ferner sind Mutationserscheinungen unter den Verwandten der *Lamarckiana* ziemlich verbreitet. *O. cruciata* lieferte in meinen Kulturen gleich anfangs drei Typen, welche namentlich in der Form der Blütenknospen verschieden waren; sie mutierte in ähnlicher Weise in den Kulturen MacDougals. Dieser Forscher untersuchte auch die *Oenothera grandiflora* aus Alabama, und beobachtete die Entstehung derivativer Formen aus ihr; er bemerkt dazu, daß ähnliche abweichende Typen auch im Freien gefunden worden sind. Zu solchen Mutanten aus der genannten Art gehört wohl auch die *O. Tracyi Bartlett.* Auch die Versuche von Davis haben eine Reihe von Unterformen der *O. grandiflora* kennen gelehrt. Unweit Courtney in Missouri fand ich vor Jahren zwischen zahllosen Exemplaren vom Typus der gewöhnlichen amerikanischen *O. biennis* ein Individuum mit schmalen Blättern. Aus mitgebrachten Samen der normalen Pflanzen wiederholte sich dann die Mutation in meinem Garten und erzeugte eine konstante schmalblättrige Rasse von niedrigerer Statur als die fast riesenhafte Mutterform. Nach gelegentlichen Beobachtungen scheinen mir auch andere Arten der Gruppe mutabel zu sein. Fassen wir alle diese Tatsachen zusammen, so dürfen wir schließen, daß Mutabilität in der *Onagra*-Gruppe weit verbreitet ist, und gewiß nicht mit oder nach der Entstehung der *O. Lamarckiana* zuerst aufgetreten ist. Diese wichtige Folgerung ist neuerlich in unerwarteter Weise durch die Entdeckung Stomps's bestätigt worden, daß *O. biennis* nicht nur Zwerge, sondern auch *Gigas*-Formen hervorbringen kann. Die aus *O. Lamarckiana* hervorgegangene *O. gigas* ist anerkannterweise eine progressiv entstandene Art, und gerade deshalb ist es wichtig, daß dieses Vermögen auch den vermutlichen Vorfahren der *Lamarckiana* innewohnt. Allerdings hat Stomps nicht die Entstehung von *Gigas* selbst aus *O. biennis* gesehen, sondern die Bildung einer *O. semigigas*, welche durch intermediäre Merkmale gekennzeichnet ist,

und mit voller Sicherheit durch die Zahl der Chromosomen in ihren Kernen als solche nachgewiesen werden konnte. Denn sie führt in jedem Kerne einerseits 14 Chromosomen, wie *Gigas* und andererseits deren 7, wie *O. biennis*. Im Ganzen führen die vegetativen Kerne somit 21 Chromosomen. In dieser Beziehung ist diese neue Form den triploiden Mutanten der *O. Lamarckiana* durchaus gleichwertig, wie sie neulich so ausführlich und gründlich von Miss Anne M. Lutz studiert worden sind.

Ferner sind die übrigen Arten meist in weit geringerem Grade mutabel als diese, und daraus folgern wir, daß der Umfang dieses Vermögens im Laufe der phyletischen Entwicklung unserer Art allmählich, wenn auch stufenweise zugenommen hat. Oder mit anderen Worten: es besteht die jetzige Mutabilität der *O. Lamarckiana* aus einer Reihe von Faktoren, von denen wahrscheinlich mehrere bereits den Vorfahren unserer Art eigen waren[1]). Es ist wohl selbstverständlich, daß ich jede Stufe dieses Prozesses einstweilen als eine eigene Mutation auffassen muß.

Die angeführten Tatsachen beseitigen manche von verschiedenen Schriftstellern aufgeworfene Schwierigkeiten. Ob die *Lamarckiana* irgendwo noch im Freien wächst oder nicht, scheint ziemlich gleichgültig, da ja die übrigen mutierenden Arten anerkannte wildwachsende Typen sind, namentlich die *O. grandiflora*. Aus meiner Entdeckung, daß *O. Lamarckiana* sich bei der Kreuzung mit gewissen anderen Arten in Zwillinge, *O. hybr. laeta* und *O. hybr. velutina*, spaltet, haben einige Autoren auf eine Bastardnatur schließen wollen. Da aber Davis nachgewiesen hat, daß *O. grandiflora* in derselben Weise gespaltet werden kann, müßte man die ursprüngliche Kreuzung für diese Bastardnatur wohl auf die gemeinschaftlichen Vorfahren beider verlegen. Auch die sonstigen Behauptungen einer Bastardnatur der *O. Lamarckiana* scheitern an diesen, sowie an manchen anderen Tatsachen. Allerdings zweifelt wohl niemand, daß in artenreichen Gruppen einige Formen aus Kreuzungen anderer entstanden sein können. Diese Meinung ist schon von Linné geäußert worden, und daß unter den elementaren Arten unserer Getreidearten viele einen hybriden Ursprung haben müssen, geht aus Nilssons und anderer Untersuchungen deutlich hervor. Wer je die Oenotheren in unseren botanischen Gärten studiert hat, weiß, wie reich gerade diese Gruppe an konstanten Bastardtypen ist. Aber alle diese Tatsachen enthalten noch keine Spur eines Beweises für

1) Weiteres in einem demnächst unter dem Titel „Gruppenweise Artbildung“ erscheinenden Werke.

den Satz, daß die Mutabilität eine Folge von früheren Kreuzungen sein sollte.

Als ein Beispiel, wie leichtsinnig oft der Kampf gegen die Oenotheren von denen geführt wird, die sich freuen würden, wenn es gelänge, „the possibility of the Mutation Theory being based on false premisses" nachzuweisen, führe ich hier die Beobachtungen und Schlußfolgerungen von G. A. Boulenger an[1]). Er begegnete unweit La Garde St. Cast (Côtes du Nord) in der Bretagne einem Standorte von *O. Lamarckiana*, welche aus der Nähe des Hotels sich im Laufe einiger Jahre (1899—1904) allmählich in die Dünen der Umgebung verbreitete. Er beobachtete einen hohen Grad von Variabilität und zwar von *O. Lamarckiana* bis zu *O. biennis*, mit allen Mittelformen und Zwischenstufen. Er versuchte diese mit meinen Mutanten zu identifizieren, fand aber, daß sie sämtlich anderer Natur waren. Auch war es unmöglich, eine Grenze derart zu ziehen, daß die eine Gruppe als *O. Lamarckiana*, die andere aber als *O. biennis* bezeichnet werden konnte. Er folgerte aus diesen Tatsachen, daß *O. Lamarckiana* an gewissen Fundorten allmählich auf eine Urform zurückschlagen kann, welche der *O. biennis* wenigstens zum Verwechseln ähnlich ist. Jeder Botaniker würde offenbar einen ganz entgegengesetzten Schluß ziehen und annehmen, daß die *O. biennis* dort bereits vor der Einfuhr der *Lamarckiana* wuchs, sich mit dieser gekreuzt hat und daß dadurch die Uebergänge zu Stande gekommen wären. Und damit würde die ganze Grundlage Boulengers für seine Bekämpfung der neuen Theorie mit einem Schlage vernichtet sein.

Daß die Zwischenstufen Boulengers wirklich solche Bastarde waren, läßt sich leicht beweisen. Kreuzt man die beiden fraglichen Arten, so erhält man drei untereinander scharf verschiedene Bastardtypen, von denen ich bereits zwei, *O. laeta* und *O. velutina*, oben besprochen habe. Sie entstehen als Zwillinge aus *O. biennis* × *O. Lamarckiana*. *O. laeta* hat flache breitere, *O. velutina* schmale rinnige Blätter; sie sind aber auch sonst in fast allen Organen verschieden. *O. Lamarckiana* × *biennis* gleicht weit mehr der *O. biennis* und ist oft von dieser nur schwierig zu unterscheiden. In einem Gemische dieser fünf Formen die Grenzen aufzufinden, scheint auch mir keineswegs eine leichte Sache, wenn man sie nicht von vorneherein kennt, jedenfalls ist es Boulenger nicht gelungen. *O. biennis* ist in den Dünen stellenweise eine der häufigeren Arten, sie wuchs in

---

1) Journal of Botany, October 1907.

Holland bereits zur Zeit Linnés. Oft wird in der Nähe ihrer Fundorte die *Lamarckiana*, deren Samen ein beliebtes Vogelfutter sind, ausgestreut, und es entstehen dann im Laufe der Jahre die Bastarde von selbst. Solches kommt auch in unseren Dünen in Holland vor und einen derartigen sehr ausgedehnten Fundort der *O. Lamarckiana* habe ich bei Zandvoort während vieler Jahre, und namentlich in 1905 und 1910 genau untersucht. Samen dieser sehr vielförmigen Gruppe säte ich 1906 in meinem Versuchsgarten aus, während ich ausgewählte Rosetten dort 1911 zur Blüte gelangen ließ. Die Bastardtypen zeigten sich deutlich, obgleich sie durch transgressive Variabilität in manchen Punkten ineinander überzugehen schienen und fortlaufende Merkmalsreihen bildeten. In den Dünen selbst sind die Unterschiede undeutlicher als im Versuchsgarten; in Gruppen kann man die Typen klar erkennen, aber ich würde von einem solchen Standort nie entweder *O. biennis* oder *O. Lamarckiana* für Mutationsversuche in meinem Garten verwenden. Jedes einzelne Exemplar ist stets einem Verdacht hybriden Ursprunges ausgesetzt. Auch in England kommen beide Arten mehrfach zusammen vor. Charles Bailey hat einen Fundort in den Dünen von St. Anne's on the sea, unweit Liverpool, beschrieben. Ich veranlaßte dann einen meiner Freunde, diese Stelle zu besuchen und er berichtete mir, daß in gewissen Tälern die *O. Lamarckiana* rein ist, in anderen aber mit *O. biennis* und den Bastarden zusammen vorkommt.

Wenden wir uns jetzt zu der Besprechung der einzelnen Mutanten. Behufs einer leichteren Uebersicht bringe ich diese hier in die folgenden Gruppen unter:

A. Progressive Mutationen: *O. gigas.*

B. Retrogressive und degressive M.

1. Mendelnde: *O. brevistylis.*
2. Halbmendelnde: *O. nanella, O. rubrinervis.*
3. Nicht mendelnde: *O. lata, O. scintillans, O. oblonga, O. laevifolia.*

Dazu kommen dann noch die auf Kreuzungen nicht geprüften: *O. albida, O. elliptica, O. leptocarpa, O. semilata, O. spathulata, O. sublinearis, O. subovata* und eine Reihe anderer, denen wegen ihrer Sterilität oder zu großer Schwäche kein Name gegeben wurde. Auch von anderen Forschern wurden Mutationen erhalten, unter denen ich *O. rubricalyx* von Gates, *O. ammophila* von Abromeit und *O. blanda* von Schouten nenne. In den letzten Jahren habe ich nicht versucht die Zahl zu vergrößern, aber dennoch einige wichtige Neuheiten erhalten. Daß in dieser ganzen Gruppe nur eine einzige

progressive Art auf vielen retrogressiven und degressiven vorkommt, ist von manchen Forschern als Einwand hervorgehoben worden, doch entspricht es unseren Kenntnissen von den polymorphen Typen in anderen Gattungen durchaus. Es ist gerade, was man erwarten sollte.

Bekanntlich behauptet eine gewisse Gruppe von Forschern, daß alle Bastarde und alle Merkmale sich notwendigerweise den Mendelschen Formeln fügen müssen. Es würde mich zu weit von meinem Thema führen, darauf einzugehen (Neger und Weiße mendeln nicht). Nur möchte ich betonen, daß Schlußfolgerungen von nicht mutierenden auf mutierende Pflanzen auf diesem Gebiete gar nicht erlaubt sind. Die letzteren verhalten sich in zahlreichen Punkten auffallend anders, und nur mit ihnen werde ich mich hier beschäftigen.

Fangen wir mit den progressiven Mutationen an. Nach unserer theoretischen Anschauungsweise beruhen sie auf dem Auftreten einer neuen Art von Erbschaftseinheiten, Pangenen, welche aus einer bereits vorhandenen Art von Einheiten abgespalten werden muß. Die letztere kann sich in einem Zustande der Prämutation befinden und dementsprechend die nämliche Abspaltung von Zeit zu Zeit wiederholen. Ob diese Prämutation durch ihre eigene Lage oder durch den Einfluß benachbarter Pangene bedingt wird, wollen wir einstweilen dahingestellt sein lassen. Nur wenige progressive Mutationen können phyletischer Natur sein, das heißt zu dem Aufbau des ganzen Systems wesentlich beitragen, weitaus die meisten müssen wohl auf gewöhnliche Artunterschiede beschränkt sein.

In den Vordergrund unserer Betrachtung von *Oenothera gigas* wollen wir die Tatsache stellen, daß sie in ihren Kernen eine doppelte Anzahl von Chromosomen führt, verglichen mit nahezu allen bis jetzt darauf geprüften Arten und Mutanten aus der Gruppe, namentlich aber mit *O. Lamarckiana* selbst (28 bezw. 14 anstatt 14 bezw. 7). Diese wichtige Tatsache wurde 1907 von Miss Anne M. Lutz entdeckt, und bald darauf von Gates, später von meinen Schülern Geerts und Stomps bestätigt. Sie hat die neue Art in den Vordergrund des zytologischen Interesses gebracht. Aehnliche Chromosomverdoppelungen bilden in mehreren anderen Gattungen wichtige Artmerkmale und es liegt nirgendwo ein Grund vor, sie als retrogressiv zu betrachten.

Um eine progressive Mutation, im speziellen Falle eine Pflanze mit verdoppelter Chromosomenzahl, entstehen zu lassen, ist offenbar das Zusammentreffen zweier mutierter Sexualzellen erforderlich, wie

zuerst von Stomps hervorgehoben wurde. Dasselbe ist bei den retrogressiven und degressiven Mutationen, wie wir bald sehen werden, nicht der Fall. Zwar hat Gates eine abweichende Ansicht aufgestellt und behauptet, daß die Verdoppelung erst nach der Befruchtung geschehen sein sollte, und nicht einer Mutation sondern einem Zufall („of the nature of an incident“) zugeschrieben werden müßte[1]). Dieses würde den Vorgang in die Gruppe der erworbenen Eigenschaften überführen. Und da man von diesen jetzt wohl allgemein annimmt, daß sie nicht erblich sind, genügt die Vorstellung von vornherein nicht, um die Entstehung meiner erblichen Rasse zu erklären. Ich erinnere hier an die doppelkernigen Zellen von *Spirogyra* in den Versuchen von Gerassimow, welche durch die vegetativen Teilungen hindurch ihre beiden Kerne beibehalten, diese bei der Befruchtung aber wieder verlieren. Uebrigens wird die Ansicht von Gates durch die neueren Tatsachen völlig widerlegt.

Oenothera gigas ist in meinen Kulturen nur einmal mit Sicherheit entstanden, und zwar 1895 aus in 1891 geernteten reinen Samen. D. h., daß nur von dieser Rasse die Chromosomen gezählt worden sind. Anfangs glaubte ich sie auch in anderen Jahren auftreten zu sehen, aber damals kannte ich den Typus des Bastardes *O. gigas* × *O. Lamarckiana* noch nicht. Jetzt scheint es mir, daß jene Mutanten nur halbe Mutanten waren, d. h. aus der Verbindung einer mutierten mit einer normalen Sexualzelle hervorgegangen. Sie müßten dann 21 Chromosomen gehabt haben, doch wurden sie darauf nicht geprüft, trugen auch keine Samen. Solche vermutliche halbe Mutanten sind in meinem Versuchsgarten, seitdem ich darauf achte, mehrfach beobachtet worden und für einen von ihnen hat Stomps die Kerne untersucht und die erwartete Zahl von 21 Chromosomen gefunden. Damit war der Beweis geliefert, erstens, daß die Verdoppelung vor der Befruchtung eintritt, und zweitens daß die Mutation in den Sexualzellen gar nicht so selten ist, daß man sie als Zufall betrachten dürfte. Durch eine schöne und ausführliche Untersuchung hat Miss Lutz dieselbe Tatsache festgestellt; sie fand 10 vermutliche halbe *Gigas*-Mutanten in ihrer Kultur von *O. Lamarckiana*, prüfte die Kerne für alle und fand stets 14 + 7 = 21 Chromosomen[2]).

---

1) R. R. Gates, Archiv für Zellforschung, 3. Bd., 4. Heft, 1909, S. 549.
2) Triploid Mutants in *Oenothera*, Biolog. Zentralbl. XXXII, 1912, S. 385—435.

Zu erwähnen ist hier, daß Heribert Nilsson in Schweden 1907 eine Mutation von *O. Lamarckiana* in *O. gigas* beobachtete[1]). Sie war erblich, doch hat er über die Kerne nichts mitgeteilt. Wichtig ist auch, daß Geerts bei seinen zytologischen Untersuchungen von *O. Lamarckiana* einmal eine Embryosack-Mutterzelle beobachtete, welche bei ihrer Teilung 28 statt 14 Chromosomen aufwies. Schließlich sei bemerkt, daß ich die halben Mutanten direkt mit den Bastarden von *O. gigas* × *Lamarckiana* verglichen und mich von ihrer äußerlichen Uebereinstimmung überzeugt habe.

Auf Grund dieser Untersuchungen läßt sich der Mutationskoeffizient von *O. gigas* ermitteln. Dazu eignen sich ganz besonders Kreuzungen von *O. Lamarckiana* mit solchen Arten, welche dabei nur oder fast nur gelbe, bald absterbende Keime geben. Solches ist der Fall, wenn man die *Lamarckiana* mit dem Blütenstaub von *O. cruciata, O. muricata* oder *O. Millersi* (nov. sp.) belegt. Man zählt die Keime und erzieht nur die grünen weiter. *O. gigas* gibt mit diesem Pollen nur grüne Keime, alle andern Mutanten aber fast ausschließlich gelbe. Man ist also sicher, die aus in *Gigas* mutierten Eizellen hervorgegangenen Keime zu behalten. Sie unterscheiden sich von den übrigen etwaigen grünen Bastarden leicht und deutlich durch ihre weit kräftigere Gestalt, weshalb Stomps vorschlägt, sie *Hero* zu nennen. In diesen Hero-Pflanzen fand er in den Kernen 21 Chromosomen, das sind 14 von der in *Gigas* umgewandelten Eizelle und 7 vom Pollen herrührende. Damit ist aber der Beweis für die Mutation geliefert. Es kommen auf etwa 15 000 gelbe Keime 45 Hero-Individuen, oder etwa 0,3 %. Finden die Mutationen im Pollen ebenso häufig statt, so ist die Aussicht auf das Zusammentreffen zweier mutierter Sexualzellen dem Quadrate dieses Wertes gleich und somit ungefähr 0,0009 %. In meiner Mutations-Theorie hatte ich den Koeffizienten für *O. gigas* auf 0,01 % veranschlagt.

Daß die Größe der Zellen und mancher Organe nach den von Boveri und Marchal entdeckten Gesetzen unter dem Einflusse der doppelten Chromosomenzahl zugenommen hat, wurde von Gates festgestellt. Dieser Forscher geht aber, wie zuerst Stomps nachgewiesen hat, zu weit, wenn er glaubt, alle Eigenschaften dieser Art daraus erklären zu können. Stomps führt die vorwiegende Zweijährigkeit, die großen Samen und kleinen Früchte, das Aufwachsen der Achselknospen an der Achse und andere Merkmale als Belege an. Hier aber möchte ich besonders zwei Punkte hervorheben,

---

1) Bot. Not. 1909, S. 97—99.

welche wohl nicht auf die Chromosomenzahl zurückzuführen sind, aber gerade Eigenschaften betreffen, welche von alters her als die Kennzeichen guter Arten, im Gegensatz zu Varietäten, betrachtet werden. Ich meine erstens die sehr stark herabgesetzte Fruchtbarkeit der Kreuzungen und der daraus entstandenen Bastarde, und zweitens die Tatsache, daß die Bastarde intermediär zwischen den Eltern und in ihren Nachkommen konstant sind.

O. Lamarckiana gibt in ihren Kreuzungen mit den bis jetzt untersuchten Arten in der Regel eine normale Samenernte, welche etwa 0,3 ccm pro Frucht beträgt. *O. gigas* giebt mit denselben Arten gekreuzt meist nur etwa 0,01—0,02 ccm Samen pro Frucht, und wenn die Ernte größer ist, sind die Samen, obgleich anscheinend gut, meist dennoch nicht keimfähig. Es hält oft sehr schwer, die Bastarde zu bekommen. So z. B. bei Kreuzungen mit der europäischen und der amerikanischen Form von *O. biennis*, mit *O. strigosa*, *O. Hookeri* sowie mit *O. Lamarckiana* selbst und den meisten ihrer Mutanten. Die erhaltenen Bastarde sind dann nach Selbstbefruchtung alle ganz oder fast ganz steril; meine zweiten Generationen umfaßten meist nur wenige Exemplare. Nur einmal habe ich eine durchaus fertile Rasse von *O. gigas* × *Lamarckiana* bekommen, und diese hat diese Eigenschaft während fünf Generationen beibehalten. Die reziproken Bastarde sind sich gleich, wenn die Natur des andern Elters dieses zuläßt, die äußerlich sichtbaren Merkmale halten ziemlich genau die Mitte zwischen beiden Eltern.

Auf Grund aller der besprochenen Tatsachen halte ich *O. gigas* für eine gute progressiv entstandene Art, wenn sie auch nur durch eine einzige Merkmalseinheit von der Mutterart verschieden ist. Sie verhält sich in allen jenen Beziehungen durchaus anders als die übrigen Mutanten.

Oenothera brevistylis unterscheidet sich hauptsächlich durch den teilweisen Verlust des unterständigen Fruchtknotens. Sie ist die einzige unter den Derivaten der *O. Lamarckiana*, welche den Mendelschen Gesetzen genau folgt. Und zwar sowohl in ihren Kreuzungen mit der Mutterart selbst, als mit deren übrigen Abkömmlingen und mit älteren Arten. Sie wird in gewissen Kreuzungen in derselben Weise wie die Stammesart in *O. hybr. laeta* und *O. hybr. velutina* gespalten, dann spalten sich aber beide Zwillinge in Bezug auf das Merkmal der Kurzgriffligkeit nach den bekannten Regeln. Solches geschieht selbstverständlich auch im Freien, wo sie mit der *O. Lamarckiana* zusammen wächst. Allerdings kann man die

Bastarde äußerlich nicht von dieser Art unterscheiden, doch wenn man zahlreiche Rosetten in den Versuchsgarten überführt, findet sich darunter bisweilen eine Pflanze, aus deren Samen nach Selbstbefruchtung etwa ein Viertel kurzgrifflige Exemplare hervorgehen. Namentlich 1905 beobachtete ich einen solchen Fall. Es geht hieraus hervor, daß die fast alljährlich im Freien auftretenden Exemplare von *O. brevistylis* von solchen Bastarden abgespalten sein können, und daß man somit aus ihrem Vorkommen nicht auf einen anderweitigen Ursprung, d. h. auf Mutabilität des fraglichen Merkmales in den *Lamarckiana*-Pflanzen schließen darf. Auch scheint diese Mutabilität tatsächlich erloschen zu sein, da die Mutation sich in meinen Kulturen niemals wiederholt hat.

Es leuchtet ferner ein, daß für diese Mutation die Umwandlung einer einzigen Sexualzelle genügt, im Gegensatz zur *O. gigas*. Aus ihrer Verbindung mit einer normalen Zelle des anderen Geschlechtes wird dann zunächst ein Bastard entstehen, aus welchem dann in der folgenden Generation teils wiederum Bastarde für die Fortsetzung der „Rasse", teils äußerlich kenntliche *Brevistylis*-Pflanzen hervorgehen werden. Diese machen zwar selbst keine oder nahezu keine Samen, können aber durch Bestäubung normaler *Lamarckiana*-Exemplare wiederum Bastarde bilden. Offenbar erhält sich die Form auf dem Felde in dieser Weise.

Wir kommen jetzt zu der Besprechung der halbmendelnden Mutanten. Es sind dies solche, welche bei der Kreuzung mit der Mutterart nicht mendeln, welche aber, wenn sie von andern Arten in Zwillinge gespalten werden, in dem einen Zwilling sich den Mendel'schen Gesetzen fügen, in dem andern aber nicht. Es gehören zu dieser Gruppe *O. nanella* und *O. rubrinervis*.

Bevor ich zu der Behandlung ihrer Kreuzungsverhältnisse übergehe, habe ich hier einen der merkwürdigsten Einwände zu erwähnen, welche im Kampf gegen die Oenotheren gemacht worden sind. Es ist dieses die Behauptung, daß die Zwerge keine erbliche Rasse, sondern nur krankhafte Exemplare der *O. Lamarckiana* sein sollten. Wer je eine Kultur von Zwergen gesehen hat, weiß, daß Uebergänge zu der *Lamarckiana* durchaus fehlen. Die Zwerge sind nicht halb so hoch wie diese, und meist alle von nahezu derselben Gestalt. Auch wiederholt sich diese aus Samen rein, ohne Abweichung und ohne Ausnahmen. Die Behauptung beruht auf einer Entdeckung von Zeylstra, welcher in den Zellen der Zwerge eine eigentümliche Form von Bakterien fand und nachwies, daß diese Parasiten offenbar manche bis dahin unerklärte scheinbare Merkmale der *O. nanella*

verursachen. So z. B. die verbreiterten Blattbasen, die Sprödigkeit der Blattstiele, die oft hakig gebogenen Blütenknospen, das gelegentliche Mißlingen der Griffel u. s. w. Die Statur wird aber von den Parasiten weder verursacht noch merklich beeinflußt. Es läßt sich dieses in einfacher Weise zeigen, wenn man die Zwerge mit reichlichem Phosphat-, aber mit spärlichem Stickstoffdünger kultiviert. Dann verschwinden die Erscheinungen der Krankheit mehr oder weniger vollständig[1]). Die Blätter werden schmal und lang gestielt, die Internodien strecken sich, die Sprödigkeit verschwindet, die Blütenknospen sind gerade und die Blüten öffnen sich in normaler Weise. Allerdings deutet häufig das eine oder das andere krankhafte Blatt noch auf die Anwesenheit von Bakterien in den Zellen hin. Aber, was die Hauptsache ist, die Statur bleibt dieselbe: die Zwerge bleiben Zwerge, auch wenn sie völlig gesund sind. Sie stellen eine deutliche Mutation dar, welche sich aber von der Mutterart durch zwei Merkmale unterscheidet: erstens die Zwergnatur und zweitens die große Empfindlichkeit gegenüber gewissen fakultativ-parasitischen Bakterienarten des Bodens. Wie schon oben hervorgehoben wurde, gilt genau dasselbe von den Zwergmutanten der *O. biennis.*

Aus den Kreuzungen von unserem Zwerge, der *O. nanella*, mit gewissen älteren Arten entstehen dieselben beiden Zwillinge, wie aus der *O. Lamarckiana.* Es sind die bereits mehrfach genannten *Laeta* und *Velutina.* Zwerge fehlen dann in der ersten Generation und man würde somit eine Spaltung nach dem Mendel'schen Typus in der zweiten erwarten. Diese tritt auch tatsächlich ein, aber nur unter den Nachkommen des einen Zwillings. Der andere gibt eine konstante Rasse ohne Zwerge. Und weil die beiden Zwillinge in der Regel anfangs in etwa derselben Zahl auftreten, bezeichne ich diese Erscheinung als Halbmendeln. In der Regel ist es die *Velutina*, welche Zwerge abspaltet, während die *Laeta* konstant bleibt[2]).

Auf die Vorgänge in der freien Natur, an solchen Fundorten, wo die *Lamarckiana* frei ist von der Beimischung anderer Arten, haben diese Spaltungsprozesse offenbar keinen Einfluß. Hier handelt es sich um die Kreuzungen der Derivate mit der Mutterart selbst. Aus diesen entstehen bekanntlich sofort in der ersten Generation die beiden elterlichen Typen, und nur diese. Sie sind nach Selbst-

1) *Opera VI*, S. 512.

2) Weiteres in meinem demnächst erscheinenden Buche über *Gruppenweise Artbildung.* Eine Modifikation des Spaltungsprozesses bieten die Kreuzungen mit heterogamen Arten, wie z. B. *O. muricata.* Vgl. *Opera VI*, S. 479.

befruchtung konstant. Einmal im Freien aufgetreten kann sich die Mutation somit in dreifacher Weise erhalten: erstens durch Selbstbefruchtung, zweitens durch Kreuzung und drittens, indem die Mutterart die Mutation von Zeit zu Zeit wiederholt. Letzteres kann man somit im Freien nicht direkt beobachten, es tritt aber nach künstlicher Selbstbefruchtung im Versuchsgarten alljährlich ein. Auf dem von mir beobachteten Fundorte bei Hilversum sind die Wachstumsbedingungen derartige, daß etwaige *Rubrinervis*- und *Nanella*-Exemplare fast nie zur Blüte gelangen, und ihr wiederholtes Auftreten deutet also dennoch auf wiederholte Mutationen.

Ferner lehren uns die Kreuzungsergebnisse, daß für das Zustandekommen einer sichtbaren Mutation das Zusammentreffen zweier mutierten Sexualzellen nicht erforderlich ist. Es genügt, daß eine solche von einer normalen Zelle befruchtet wird. Tritt solches mehrfach ein, so werden im Mittel die Hälfte der Keime Mutanten und die andere Hälfte *Lamarckiana*-Exemplare werden, genau so wie nach künstlichen Kreuzungen der reinen Rassen. Ob die so entstandenen *Lamarckiana*-Pflanzen etwa eine erhöhte Mutabilität in Bezug auf das fragliche Merkmal haben, ist unbekannt. Man könnte geneigt sein anzunehmen, daß in dieser Weise die Mutabilität auf dem Felde erhalten bleibt. Doch sprechen die Erfahrungen an den aus künstlichen Kreuzungen abgespaltenen *Lamarckiana*-Pflanzen hierfür einstweilen nicht; denn diese sind nach Selbstbefruchtung keineswegs mehr mutabel als sonstige Exemplare.

In Bezug auf die wichtige Frage nach dem Wesen der Prämutation, d. h. nach der ursprünglichen Veränderung, welche den mutabelen Zustand ins Leben gerufen hat, könnte man geneigt sein, sich auf Grund dieser Tatsachen und Schlüsse eine Vorstellung zu machen. Nimmt man an, daß zu Anfang eine Sexualzelle mutiert worden sei, d. h. die Fähigkeit erlangt habe, nach Befruchtung mit einer normalen Zelle entweder eine äußerlich normale *Lamarckiana*-Pflanze oder einen ihrer Derivate (*O. nanella*) hervorzubringen, und daß das erstere faktisch eingetreten sei, so kann man dann weiter annehmen, daß die so entstandene *Lamarckiana* dadurch in den mutabelen Zustand übergegangen sei, und daß aus ihr, unter genügender Isolation, eine mutabele Rasse hervorgehen würde. Wäre dieses zuerst für das *Nanella*-Merkmal geschehen, so könnte es nachher in derselben Rasse für die *Rubrinervis*-Eigenschaft, und im Laufe der Zeiten für alle anderen mutabelen Merkmalseinheiten Platz greifen.

Allerdings bringen diese Annahmen weder die Prämutation

selbst, noch auch das Wesen des prämutierten, d. h. mutabelen Zustandes unserem Verständnis näher. Sie zeigen aber, daß die bekannte Hypothese von Bateson ebenso überflüssig wie tatsächlich unrichtig ist. Bateson behauptete (1902), daß die Mutabilität die Folge sein könne von Kreuzungen mit anderen Arten, welche die Eigenschaften der Mutanten bereits besäßen. Demgegenüber haben mehrere Forscher und namentlich MacDougal nachgewiesen, daß es in der Natur die erforderlichen Arten, soviel man jetzt weiß, nicht gibt. Erwägt man die Eigenschaften der etwa 20 verschiedenen oben (S. 541) genannten Derivaten, so wird man bald zu der Ueberzeugung gelangen, daß die meisten im Freien nicht existenzfähig sein dürften. Man müßte somit annehmen, daß die fraglichen Arten diese Merkmale im latenten Zustande besessen hätten, was aber wiederum den Vorstellungen Batesons nicht entsprechen würde. Und da erscheint es mir doch viel einfacher, nicht seine Zuflucht zu hypothetischen Vorfahren zu nehmen, sondern einfach eine Reihe von aufeinanderfolgenden Prämutationen vorauszusetzen. Will man diese dann als Folgen von Kreuzungen nach wirklichen Mutationen auffassen, so bliebe nur der Grund aufzusuchen, weshalb diese, welche doch wohl meist nur in der Hälfte der Fälle den angenommenen Erfolg haben, mehr als einmal eintraten. Aber wie bereits gesagt, alle diese Vorstellungen bringen weder die Prämutation, noch auch die Mutation unserm Verständnis näher. Ich will daher hier nur auf die ausführliche Kritik Blaringhems verweisen (a. a. O. S. 173—186), sowie auf den von Geerts gelieferten Nachweis, daß der Besitz teilweise rudimentären Pollens nicht nur den mutierenden, sondern im gleichen Grade fast allen anderen Arten aus der Familie der Onagraceen eigen ist, und somit nicht, wie Bateson meinte, als Beweis einer Bastardnatur aufgefaßt werden kann. Ferner möchte ich nochmals daran erinnern, daß Schlüsse von nicht mutierenden auf mutierende Pflanzen stets in hohem Grade gewagt sind. Nur wenn man experimentell beweisen könnte, daß man immutabele Pflanzen durch künstliche Kreuzungen in einen erblichen mutabelen Zustand überführen kann, würde man für alle diese Betrachtungen den erforderlichen Grund besitzen. Aber bis jetzt sprechen alle Erfahrungen dagegen.

Ueber die nicht mendelnden Abkömmlinge der *Oenothera Lamarckiana* kann ich an dieser Stelle kurz sein. Sie geben bei Kreuzungen mit der Mutterart in der Regel eine zweifache erste Generation, in der die Typen der beiden Eltern wiederholt werden. Für *O. laevifolia* und *O. oblonga* sind diese Typen dann fernerhin konstant,

während bei *O. lata* und *O. scintillans*, welche selber inkonstant sind, die ihren Typus führenden Spaltungsprodukte, wie zu erwarten, auch dieser Eigenschaft treu bleiben, und die anderen wiederum konstant sind. Die oben über das Auftreten im Freien und über die möglichen Vorstellungen des Prämutationsvorganges gegebenen Auseinandersetzungen behalten offenbar auch für diese Gruppe ihre Gültigkeit. Die Versuchsergebnisse zeigen aber eine große und für eine klare Uebersicht noch wenig geeignete Mannigfaltigkeit. Vielleicht haben die Glieder der Gruppe nur den einen Charakterzug gemein, daß Mendel-Spaltungen bei ihnen nicht vorkommen.

Es ist selbstverständlich hier nicht der Ort, auf alle gegen die Bedeutung der Oenotheren für die Mutationslehre gemachten Einwände einzugehen. Die Theorie steht oder fällt nicht mit dieser oder jener Erklärung dieser speziellen Gruppe von Artbildungen. Sie ist aus allgemeinen Prinzipien abgeleitet und stützt sich auf die kritische Betrachtung zahlloser, den verschiedensten Gebieten angehöriger Tatsachen. Sie hat in den verschiedensten Kreisen biologischer Forschung über Erwarten rasch Anerkennung gefunden und das Prinzip der Darwin'schen Pangenesis allgemein als Grundlage der Erblichkeitslehre zur Geltung gebracht[1]). Freilich läßt sich, wie ich schon in der Einleitung zu meiner Mutations-Theorie (Bd. I, S. V.) betonte, mit diesem Prinzip weit bequemer auf dem Gebiete der Bastarde als auf dem der Abstammungslehre arbeiten. Diesem Ausspruche hat der Entwicklungsgang unserer Wissenschaft in den letzten zehn Jahren durchaus entsprochen. Die Bastardlehre, oder doch wenigstens ihre dem Mendelismus entsprechende Abteilung, ist zu einer blühenden Wissenschaft geworden, während verhältnismäßig wenige Forscher auf dem Gebiete der reinen Abstammung tätig sind. Die Bildung neuer Arten in reinen, gut überwachten Rassen dürfte in den nächsten Zeiten das größte Interesse beanspruchen[2]), und zwar sowohl in der Feststellung der Tatsachen selbst, als in den Versuchen zu deren Erklärung. Langsam schreitet die Forschung ihrem hohen Ziele zu, der künstlichen Erzeugung neuer vorher berechneter Arten.

Berlin, 1912.

---

1) Vergl. C. Stuart Gagers Uebersetzung meiner Intrazellularen Pangenesis.
2) Vergl. L. Blaringhems oben zitiertes Buch.

THE EVENING PRIMROSES OF DIXIE LANDING, ALABAMA.

Bartram's locality for *Oenothera grandiflora* at Dixie Landing on the Alabama River some distance above Fort Mimms (1778) was rediscovered by Professor S. M. Tracy in 1904 and visited a second time by him in 1907. Seeds procured by Tracy have been widely distributed and have given rise to races of *Oenothera grandiflora* which are being studied by several investigators.

Oenothera grandiflora is one of the nearest allies of *Oe. Lamarckiana* and seems to agree with that species in at least some points pertaining to mutability and behavior on hybridizing. Its study may at some time lead to an explanation of those phenomena which until a short time ago seemed peculiar to *Oe. Lamarckiana.* Consequently it seemed to us to be of primary importance to study *Oe. grandiflora* in its original habitat, and we visited Dixie Landing under the kind guidance of Professor Tracy, on September 26 and 27.

It had been known from cultures grown by Professor B. M. Davis from Professor Tracy's wild seed that *Oe. grandiflora* did not occur at Dixie Landing as a single pure strain. It was no surprise, therefore, to find growing in the old cotton fields several forms of *Oe. grandiflora*, together with several forms of its companion species *Oe. Tracyi*, which has recently been described by one of us. The plants were partly in flower and partly in the rosette condition. Neither *Oe. grandiflora* nor *Oe. Tracyi* has heretofore been known as other than annual, and the abundance of rosettes which would obviously not flower this season was therefore a point of great interest. Seeds were obtained from all strains which had ripe capsules, and in addition a large collection of rosettes was sent to Washington to be grown there.

The evening primroses are found all along the river bluffs, often at the very edge of the perpendicular bank, which is some twenty feet higher than the river. In the old cotton fields they evidently find a favorable habitat, as may be concluded from their abundance in even very recently cultivated fields. The two species, *Oenothera grandiflora* and *Oe. Tracyi*, were found growing together in all the fields which we studied, including those from which Professor

Tracy's seed had been obtained in former years. Really pure stands of *Oe. grandiflora* we failed to find either in the old fields or in the woods along the river. Intermingled with the most frequent types of *Oe. grandiflora* and *Oe. Tracyi* were numerous less abundant types. This was particularly true in the old fields. It is hardly probable that all of the types which occur at Dixie Landing were observed by us. The following types, designated by letters from *a* to *l*, were noted, and of some of them seeds were obtained. Of other types, which were just coming into flower, seeds could not be obtained, but it is hoped that these will be found in the collection of rosettes which was sent to Washington.

1. Types like *Oe. grandiflora*, *i. e.*, types having large flowers with the style longer than the stamens: (*a*) with green, glabrous calyx segments and short capsules; (*b*) with green, viscid-puberulent calyx segments and short capsules; (*c*) with red-spotted, glabrous calyx segments and short fruit; (*d*) with red, glabrous calyx segments and long capsules; (*e*) with red-spotted, viscid puberulent calyx segments and short capsules; (*f*) with red-spotted glabrous calyx segments and petals orange-colored on wilting (all the other types were light yellow on wilting); (*g*) with red-spotted, glabrous calyx segments and pinnatifid leaves (all the other types had the leaves merely dentate or subdentate).

2. Types like *Oe. Tracyi*, *i. e.*, with flowers medium sized and stamens reaching the stigmas: (*h*) with green calyx segments and green, pilose capsules; (*i*) with green calyx segments and green, glabrous capsules; (*j*) with red-spotted calyx segments and green, pilose capsules; (*k*) with red-spotted calyx segments and pilose, longitudinally red-striped capsules; (*l*) with red calyx segments and green capsules, a beautiful form the coloration of which suggests that it may be a variant of *Oe. Tracyi* parallel to certain of the Amsterdam mutants of *Oe. Lamarckiana*.

The classification of the types of *Oe. grandiflora* does not take into consideration the pubescence of the stem, which varies widely, the shape of the leaves, which is equally variable, or the mode of branching, which can not be accurately judged in specimens growing under the diverse conditions afforded by the habitat at Dixie Landing. It should be noted that all of the *Oenothera grandiflora* types had glabrous, green capsules, that none of them were at all ambiguous with respect to the size and position of the floral parts, and that none of them could be considered at all similar to the *Oe. Lamarckiana* of the Amsterdam cultures. A very few specimens were

found of which the broad leaves were somewhat crinkled, but so slightly so as to suggest that the variation was merely individual or accidental.

The classification of the types of *Oe. Tracyi* takes no account of the width of the leaves, or of the degree and kind of pubescence. Of course a more complete analysis of the composition of the *Oenothera* population at Dixie Landing will be made when the rosettes have flowered in Washington and a second generation has been grown from self-pollinated seed of all the forms found in the collection. At the present time it is sufficient to point out that no *Oenothera* from Dixie Landing, however constant it may seem to be when grown generation after generation from self-pollinated seed, can be cleared of the suspicion that it may be of hybrid origin. In other words, the same suspicion that attaches to so many of the strains of *Oenothera Lamarckiana* in Europe attaches to any strain of *Oenothera grandiflora* which is now being used by experimenters.

It is therefore of some importance to compare the conditions under which *Oe. grandiflora* grows at Dixie Landing with the conditions under which *Oe. Lamarckiana* occurs at its European stations. The race of *Oe. Lamarckiana* which occurs at Hilversum is unmixed, since no other species of *Oenothera* grows at that locality. Of its mutants only *Oe. laevifolia* and *Oe. brevistylis* have been observed to flower regularly in the field: the other forms either do not flower at all or only so rarely as to have hardly any influence on the purity of the strain. In the sand dunes of Holland, on the contrary, *Oe. Lamarckiana* is mixed, as a rule, with European *Oe. biennis* and is observed to produce the three different hybrids which are obtained when these two species are artificially hybridized. The same statement holds good for many localities where the two species grow in France and England. Every individual from such a station, however closely its external characters may seem to coincide with those of one of the parent species, must always lie open to the suspicion of having had a hybrid ancestry.

In connection with the fact that the Dixie Landing types are so sharply divisible into two groups, it is permissible to suggest that they may correspond in a general way with hybrids between *Oe. Lamarckiana* and *Oe. biennis* "Chicago" which have already been studied. From the cross *Oe. Lamarckiana* × *Oe. biennis* "Chicago" and its reciprocal, two pairs of twin hybrids were obtained at Amsterdam in the first generation, viz., *Oe. laeta* and *Oe. velutina*, and *Oe. densa* and *Oe. laxa*. The first pair of twins, from the cross *Oe.*

Lamarckiana × *Oe. biennis* "Chicago", has already been described, the other pair, from the reciprocal cross, will soon be published in another paper. Possibly one group of the Dixie Landing types is related to *Oe. grandiflora* in the same way that *Oe. densa* and *Oe. laeta* are related to *Oe. Lamarckiana*, and the other group to *Oe. Tracyi* as *Oe. laxa* and *Oe. velutina* are related to *Oe. biennis* "Chicago." Of course the situation at Dixie Landing is probably complicated by the recrossing of the hybrids with themselves and with their parents. However that may prove to be, the Dixie Landing types are now available for study and it is hoped that future work may show in what manner they are related. At the present time no conclusion regarding them is justified other than that they constitute so mixed a population that it is quite impossible to distinguish original parent types, if any such exist there, from the derivative types associated with them. In case the two most common types represent the original strains, the presence in other types of characters which are not common to either hypothetical parent suggests that *Oe. grandiflora* and *Oe. Tracyi* may prove to be additions to the list of species, including *Oe. Lamarckiana*, *Oe. cruciata* "Adirondack," European *Oe. biennis* and *Oe. biennis* "Chicago," which are known to be in a mutable condition.

Hortus Botanicus, Amsterdam. — Hugo de Vries,

Bureau of Plant Industry, Washington. — H. H. Bartlett,

(Science, N. S., Vol. XXXV, No. 921, Pages 599–601, November 1, 1912.)

SUR L'ORIGINE DES ESPÈCES DANS LES GENRES POLYMORPHES.

I.

Dans le système du règne des animaux et des végétaux, les espèces sont distribuées bien irrégulièrement. Il y a des familles dans lesquelles une grande richesse en formes n'est représentée que par un nombre relativement petit d'espèces, tandis que dans d'autres les espèces abondent. De même pour les genres. Quelques-uns d'entre eux sont monotypes, ne comprenant qu'une seule espèce, tandis que dans d'autres on compte les formes par centaines. Les espèces elles-mêmes offrent les mêmes différences. Pour la plupart, elles sont constituées de deux ou de trois formes élémentaires, mais de temps en temps ce nombre s'accroît jusqu'à atteindre plusieurs centaines.

Dans les diverses lignées, l'évolution ne procède donc point d'un pas uniforme. Ordinairement, elle est lente et régulière; mais, sous l'influence de certaines conditions anormales, sa vitesse s'accroît jusqu'à devenir très rapide et même précipitée. Dans les cas de cet ordre, la sensibilité des formes aux influences extérieures semble devenir si grande que les organismes répondent à chaque secousse un peu forte par un changement dans leurs formes et dans leurs caractères. Ces changements nous font l'impression de la production de nouvelles espèces élémentaires, et, comme celles-ci se propagent et se multiplient ordinairement par le semis, l'ensemble du groupe tend à devenir de plus en plus polymorphe.

Si nous tâchons d'introduire ce principe dans une esquisse d'un arbre généalogique, les embranchements et les ramifications se montreront très irréguliers, mais surtout les groupes polymorphes feront l'impression d'accumulations locales d'un grand nombre de petites branches. Ils rappelleront plus ou moins clairement les balais de sorcière qu'on voit si souvent sur les bouleaux et sur quelques autres espèces d'arbres. Chaque rameau de ces balais représenterait une espèce élémentaire; il y en a parfois une centaine ou plus. Les rameaux sont courts et drus, ce qui correspond à la jeunesse des espèces et à la petitesse de la divergence de leurs caractères. Chaque année on voit s'en produire de nouveau, comme on doit s'ima-

giner que dans ces groupes multiformes la production des unités spécifiques a duré une période plus ou moins longue.

Les espèces de roses et de ronces se comptent par centaines, et même dans les flores de petites régions on connaît la difficulté de bien distinguer entre les formes de ces deux genres. Dans les saules, il y a tant de formes affines qu'il est presque impossible de les décrire, et que plusieurs écrivains en considèrent une bonne partie comme issues du croisement des autres. De même pour le genre *Hieracium* et divers autres. Chaque collection d'insectes peut donner des représentants de ces groupes polymorphes. Il y a des centaines d'espèces de mouches, que l'œil ne distingue guère et dont les caractères distinctifs sont si minimes que tout le groupe produit plutôt l'impression d'uniformité que de diversité. De même pour certains groupes de coléoptères et de papillons, et spécialement pour plusieurs types de noctuides.

M. Standfuss, le célèbre entomologiste suisse, a comparé ces groupes à des explosions d'espèces. Chaque genre polymorphe et chaque espèce riche en sous-espèces lui fait l'effet d'être produit par une sorte d'explosion. L'évolution ordinairement lente se précipite, les formes nouvelles se succèdent rapidement, et il semble que l'espèce originelle éclate en mille fragments. Chacun de ces fragments représenterait une forme élémentaire distincte des autres. Par l'explosion, la force explosive elle-même s'épuise, soit momentanément, soit plus ou moins rapidement, et la même chose se retrouve dans le règne organisé où les formes élémentaires des groupes polymorphes peuvent être simplement parallèles ou plus ou moins clairement dues à des divisions répétées.

Les balais de sorcière se trouvent sur les branches et les rameaux périphériques du bouleau et ne jouent aucun rôle dans la production des maîtresses branches ou dans la formation de la cime de l'arbre. Ils sont des produits latéraux et plus ou moins isolés, dont les rameaux restent petits et de même taille; on ne voit jamais de grandes branches sortir de leur intérieur. Ils barrent pour ainsi dire le chemin à la ramification normale et n'aboutissent à rien qui puisse contribuer au développement ultérieur de l'arbre. De même pour les balais de sorcière phylogénétiques; ils contribuent largement à la richesse en formes de la Nature, mais on ne les voit pas produire de types réellement nouveaux, qui pourraient devenir le commencement de nouveaux genres, ou de familles entières. Mais peut-être cela tient-il à ce que les groupes multiformes initiaux de familles ou de sous-familles actuelles ont depuis longtemps disparu de la surface terrestre.

II.

Considérons maintenant les causes probables de ces explosions organiques. Nous pouvons nous imaginer que les forces extérieures et intérieures qui gouvernent l'évolution normale des êtres organisés se trouvent ordinairement dans un état d'équilibre stable. Une production lente et plus ou moins régulière de formes nouvelles en sera le résultat, et l'évolution procédera d'un pas plutôt monotone. De temps en temps, cependant, les influences extérieures doivent devenir beaucoup plus fortes qu'à l'ordinaire et pouvoir provoquer des changements plus rapides, ou bien rendre les organismes eux-mêmes plus sensibles. L'équilibre intérieur deviendra instable et labile et pourra réagir plus aisément aux changements environnants. Si l'instabilité va en augmentant, on arrivera à un état de labilité des caractères spécifiques qui fera réagir à toute intervention un peu accentuée par des changements relativement grands et conduisant aisément à la production de nouveaux caractères, correspondant à de nouvelles expèces élémentaires.

Les groupes polymorphes les mieux connus dans le règne végétal sont ceux des Erophiles printanières (*Draba verna*) et des Pensées des champs (*Viola tricolor*). Les espèces élémentaires de l'Erophile sont agglomérées principalement dans le sud de la France et il semble que son explosion s'est produite dans cette région il y a plusieurs siècles. Les fragments doivent avoir disparu en grande partie; ceux qui ont survécu se rencontrent en partie sur place, et se sont distribués pour une autre partie sur toute l'Europe et les pays adjacents de l'Asie. On en compte environ deux cents, dont une cinquantaine habitent la France. Souvent ils vivent isolés, souvent on les rencontre en petits groupes, de deux ou de quelques espèces dans la même habitation. Rien n'indique que les différentes formes élémentaires se soient essentiellement changées durant leurs migrations.

Les Pensées des champs diffèrent entre elles par un ensemble plus riche de caractères, dont le groupement est plus ou moins parallèle à leur distribution géographique. Les formes à grandes fleurs bien coloriées habitent principalement les régions sablonneuses comme les dunes maritimes; elles constituent ensemble la sous-espèce *V. tricolor* proprement dite. Les Pensées des champs (*V. tricolor arvensis*) ont ordinairement des fleurs plus petites et des corolles ne dépassant pas les limbes du calice. On les trouve ordinairement mélangées, chaque champ de blé en présentant tout un groupe. Mais, comme il est évident que les graines doivent être transportées

très souvent avec le blé d'un pays à un autre, il est maintenant très difficile d'établir leur distribution géographique originelle. M. Wittrock a semé les graines d'un grand nombre de ces types, récoltées séparément, et a observé que les races sont tout à fait constantes et pures, et fidèles à leurs caractères jusque dans les moindres détails, même dans le coloris des fleurs. La grande variabilité apparente des Pensées s'explique donc par la présence d'un grand nombre de formes élémentaires, mais dont chacune est pure et constante et pour ainsi dire invariable.

Un troisième exemple est donné par les Enothères. Leur patrie est l'Amérique du Nord, mais plusieurs espèces ont été transportées en Europe au cours des siècles derniers et se sont rapidement répandues et multipliées jusqu'à devenir bien indigènes et à rivaliser avec les meilleures espèces dites autochtones de nos flores. On peut distinguer les formes à petites fleurs des espèces à corolles grandes et belles, d'un jaune luisant et brillant. Ces dernières ont été introduites dans les jardins, soit pour la beauté de leurs formes, soit pour leur odeur très agréable, et ce sont donc principalement celles-ci qui se trouvent maintenant à l'état subspontané en Europe. Toutes ces espèces sont très rapprochées les unes des autres, et leurs caractères distinctifs sont de nature bien secondaire; aussi sont-elles réunies par certains auteurs, toutes ensemble, dans une seule espèce linnéenne, l'*Oenothera biennis*. Pour d'autres systématiciens, elles forment cependant un nombre plus ou moins grand de bonnes espèces, nombre qui s'élève déjà à plusieurs douzaines et s'augmente encore chaque année par la découverte de nouveaux types.

On ne connaît pas l'origine géographique du groupe, et, fait plus curieux encore, on n'a pas retrouvé en Amérique les habitations originelles des espèces répandues maintenant en Europe. Cela tient principalement aux coutumes errantes de ces plantes. Nulle part on ne les trouve dans des habitations réellement sauvages. Partout ce sont les terrains cultivés qu'elles préfèrent, se multipliant rapidement sur les champs délaissés ou en friche, sur les bords des champs cultivés, le long des chemins ou parmi les déchets de la culture.

C'est de cette manière que je les ai rencontrées partout, soit dans les divers pays de l'Europe, soit en Amérique, où je les ai étudiées dans les États de Missouri, de Kansas, d'Illinois, d'Indiana, de Minnesota et ailleurs. Elles aiment les terrains labourés et sont inclinées à les quitter et à chercher und autre habitation aussitôt que le sol, laissé tranquille pendant un certain nombre d'années, devient trop dur pour les racines délicates de leurs germes. En dehors des terrains

labourés par l'homme je ne les ai rencontrées que dans des localités où le sol avait été remué par la nature elle-même, soit par des ruisseaux dépassant leurs bords, soit par les grands fleuves inondant des contrées entières et couvrant le sol de couches épaisses de sable et d'argile. J'ai eu l'occasion d'étudier amplement les effets d'une grande inondation du Missouri dans la partie méridionale de l'État qui porte le nom de ce fleuve. C'était une forêt vierge, dont le fond avait été recouvert d'une couche épaisse de sable. Là, les Enothères s'étaient multipliées rapidement, formant des stations de plusieurs milliers d'individus, les unes tout près de la rivière, les autres à des distances variées. Le développement était extrêmement vigoureux dans tous les sens; il y avait des plantes dont la tige atteignait une hauteur d'environ 4 mètres.

C'est là que j'ai eu la bonne chance de surprendre la Nature en flagrant délit, pour me servir de cette expression; je veux dire dans l'acte même de la production d'une nouvelle espèce élémentaire. Parmi des centaines d'individus fleuris portant tous un même type, il y avait une seule plante de nature différente. On l'apercevait de loin par son port tout autre et principalement par ses feuilles étroites. L'épi était en fleurs et portait des fruits presque mûrs. De leurs graines, je n'ai pas réussi à perpétuer la nouvelle forme dans les cultures de mon jardin expérimental. Mais j'avais pris la précaution de récolter aussi des graines sur les plantes normales de la même localité, dans l'espoir que, peut-être, le phénomène se répéterait et que je verrais en provenir, dans mon semis, une ou deux plantes répétant les feuilles étroites et les autres caractères de la nouvelle forme. Le résultat a répondu à mon espérance; le type à feuilles de saule s'est montré de nouveau et j'en ai pu déduire une race bien uniforme et constante, différant d'une manière très frappante de l'espèce dont elle était issue. Je la cultive maintenant sous le nom d'*Oenothera salicifolia*; c'est une forme naine très ramifiée, à feuilles presque linéaires, aux bords sinués et à fleurs petites, d'un jaune pâle.

L'échantillon sauvage était unique dans son entourage de plantes ordinaires, et le spécimen fondateur de ma race a été produit par un saut brusque, changeant tous les caractères d'un seul coup, sans intermédiaires ni transitions préparatoires. C'est de la même manière que se sont produites toutes les nouveautés d'Enothères dans mon jardin expérimental, et il me semble donc bien justifié de supposer que dans la Nature les espèces élémentaires des Enothères se sont formées de la même maniere.

Les diverses habitations des Enothères que j'ai rencontrées dans

la partie centrale des Etats-Unis portaient presque chacune une espèce différente des autres. J'en ai récolté plus d'une douzaine et j'en ai semé les graines dans mon jardin pour bien pouvoir comparer les caractères. Ces localités étaient pour la plupart petites et ordinairement situées le long des grandes routes ou sur le bord des champs cultivés. On voyait aisément qu'elles dépendaient de l'activité de l'homme et pour cette raison ne pouvaient pas être bien vieilles. D'où toutes ces espèces étaient-elles provenues? Probablement d'une contrée lointaine et plus méridionale. Peut-être de l'Amérique centrale, peut-être de plus loin encore. On ne le sait pas. On peut admettre que le groupe a déjà été multiforme et variable dans sa patrie originale, mais aussi il n'a pas cessé de changer au cours de ses migrations, et même que plusieurs des espèces actuelles ont été formées à l'endroit précis où on les trouve à présent.

III.

Passons maintenant aux Enothères à grandes fleurs.

Elles forment toute une série, partant de l'espèce ordinaire américaine dont je viens de décrire la mutabilité, et il semble que, durant leur développement, cette propriété est devenue de plus en plus prononcée. La série commence par le type européen bien connu de l'*Oenothera biennis* de Linné, se poursuit dans des formes à fleurs un peu plus grandes et très odorantes, comme le *suaveolens*, le *grandiflora* et l'*argillicola*, pour aboutir à l'espèce majestueuse *O. Lamarckiana*, qui les surpasse toutes par la beauté de son port et la grandeur excessive de ses fleurs. Le *suaveolens* est encore très voisin du *biennis* et se trouve à l'état subspontané dans plusieurs départements de la France; je l'ai étudié spécialement dans la forêt de Fontainebleau, où M. le Dr. L. Blaringhem a eu la bienveillance de m'en montrer plusieurs stations. Les fleurs ont la même structure que celles de l'*O. biennis*, mais sont de moitié plus grandes. Le *grandiflora* est une espèce de l'Alabama, un des Etats Unis les plus méridionaux. Je l'ai observé là il y a environ une année en plusieurs endroits, croissant de la même manière que les autres espèces, sur des terrains cultivés, notamment au bord des champs de coton et de maïs. Elle est plus ramifiée que l'espèce française; son feuillage est plus mince et plus délicat, ses fleurs sont de la même grandeur et aussi odorantes, mais le style est plus long et atteint le sommet des anthères, caractère qui rapproche la plante du *Lamarckiana* de mes cultures. L'*O. argillicola* nous vient de la Virginie; elle se distingue de ses voisins surtout par ses feuilles étroites et presque linéaires.

Comme je viens de l'indiquer, cette série contient les formes les plus rapprochées des ancêtres probables du *Lamarckiana*, et c'est donc dans cette série qu'il faut s'attendre à pouvoir étudier le développement de la mutabilité de celles-ci. Seulement l'étude de la plupart d'entre elles n'a été qu'ébauchée jusqu'à présent et n'offre que des observations fortuites dans la direction désirée. Par contre, on connaît très bien la mutabilité de l'*O. biennis* de Linné, qui a été étudiée à diverses reprises par M. Stomps. Dans les dunes hollandaises, cette espèce produit, de temps en temps, deux variétés bien marquées. L'une est connue sous le nom d'*O. biennis sulfurea* et diffère de l'espèce-mère par la couleur jaune-soufre de ses fleurs. C'est une forme tout à fait constante et aussi facile à cultiver que l'espèce-mère. Elle s'est présentée aussi dans des lignées pures de celle-ci dans des cultures expérimentales et doit donc être considérée comme une mutation. Mais, comme elle est très fertile et se reproduit aisément de graines dans nos dunes, il va sans dire que cette circonstance nous rend impossible d'y reconnaître les exemplaires qui pourraient avoir été formés par des mutations nouvelles. A ce point de vue, la seconde mutation est plus favorable, parce qu'elle est très rare et ne semble guère se multiplier à l'état sauvage, nonobstant l'abondance de ses graines. Elle a été découverte pour la première fois il y a une quinzaine d'années, dans nos dunes, par mon fils le Dr. Ernst de Vries et s'est montrée bien constante et d'une culture facile dans mes semis.

En dehors de ces deux mutations spontanées, l'*O. biennis* a produit dans les cultures de M. Stomps une forme naine et une forme géante. La prèmière s'est montrée aussi dans mes semis, à diverses reprises. Nous l'appelons *O. biennis nanella*. Elle atteint une hauteur de 2 ou 3 décimètres et commence à fleurir dès que sa tige a 5 à 6 centimètres. Par ce caractère, elle correspond à la mutation naine de l'Enothère de Lamarck, une des nouveautés les plus régulièrement produites dans mon jardin expérimental. Elle s'en rapproche encore par le second caractère distinctif de mes nains, c'est-à-dire leur sensibilité excessive aux attaques de certaines bactéries du sol. Ces parasites la déforment de la même manière dont ils changent l'*O. Lamarckiana nanella* en élargissant la base de leurs feuilles et rendant les pétioles fragiles, etc.

Il me semble bien permis de supposer que la mutabilité productrice de ce type spécial de nains, se rencontrant dans deux espèces aussi voisines que l'*O. biennis* et l'*O. Lamarckiana*, est due à un même dérangement initial des qualités héréditaires correspondantes. En

d'autres termes, que les deux espèces en question l'ont héritée d'un même ancêtre. Et comme le *biennis* doit être plus rapproché de cet ancêtre que l'*O. Lamarckiana*, la mutabilité du premier représente pour nous le premier vestige de la mutabilité correspondante du dernier.

Les mêmes considérations s'appliquent à la production de formes géantes par la mutation. L'Enothère gigantesque ou *Oenothera gigas* est la plus frappante de toutes les mutations dans mes cultures. Elle s'impose non seulement par son port plus robuste, ses fleurs plus grandes, et tout l'ensemble de ses caractères extérieurs, mais encore par le fait que dans les noyaux de ses cellules le nombre des chromosomes, de ces porteurs matériels de l'hérédité, s'est doublé.

Or, le même dédoublement des chromosomes, accompagné des mêmes marques extérieures et se manifestant surtout par les bourgeons élargis des fleurs, s'est produit dans les cultures de l'*O. biennis* de M. Stomps et dans des lignées différentes. C'est donc ici encore une mutation préparatoire conduisant à celle de l'*O. Lamarckiana.*

IV.

De ces observations et de ces expériences nous concluons que, dans le groupe polymorphe des Enothères, la mutabilité n'est pas une qualité spéciale de l'espèce de Lamarck, mais qu'elle est, au contraire, bien répandue, au moins dans une bonne partie des autres espèces. C'est elle qui a produit tout le groupe si varié des espèces élémentaires sauvages, et c'est elle qui se montre dans les cultures et dans les champs en produisant de temps en temps des nouveautés inconnues jusque-là. C'est encore elle qui se répète d'une génération à l'autre du *Lamarckiana* et donne la richesse prodigieuse des formes expérimentales dérivées de celui-ci.

Il est bien évident que dans l'*O. Lamarckiana* bon nombre de caractères se trouvent dans un état d'équilibre instable ou labile. Mais cet état doit s'être développé graduellement et consister en des qualités élémentaires accumulées bien distinctes et plus ou moins indépendantes les unes des autres. La mutabilité qui rend les feuilles étroites a peut-être été le premier pas dans cette voie. Viennent ensuite les propriétés de produire des nains et des formes géantes, et après elles celles qu'on ne connaît jusqu'à présent que dans le *Lamarckiana* lui-même.

Le caractère labile de certaines qualités peut en influencer d'autres, dont les porteurs se trouvent être voisins d'eux dans les chromosomes. La mutabilité ne sera donc pas restreinte aux facteurs

labiles. Un élément instable peut influencer tout un groupe environnant et y rendre la transition à l'état labile plus facile, quand les influences extérieures tendent à la provoquer. Cette considération nous conduit à admettre que le degré de labilité des éléments d'un chromosome, qui se traduit par la mutabilité des caractères visibles correspondants, tend à s'augmenter de plus en plus. Très petit et très lent dans les Enothères américains, il s'est rapidement accru dans la formation de l'*O. biennis* européen, pour atteindre son maximum dans l'*O. Lamarckiana*.

Les mêmes considérations s'appliquent évidemment aux autres cas de polymorphisme, dont l'étude est encore à commencer. Chaque explosion organique, chaque balai de sorcière phylogénétique, doit être le résultat d'une agglomération plus ou moins grande de porteurs matériels de l'hérédité à l'état labile. Cette agglomération elle-même doit s'être produite, dans chaque cas spécial, d'une manière lente et graduelle, mais devenant de plus en plus rapide à mesure que le nombre des éléments labiles s'augmente.

L'origine des espèces est donc la même dans les groupes polymorphes que partout ailleurs dans l'arbre généalogique, mais accélérée par l'accumulation successive d'un certain nombre d'éléments héréditaires labiles.

(Revue générale des Sciences, 15 Mars 1914.)

L'OENOTHERA GRANDIFLORA DE L'HERBIER DE LAMARCK.

La théorie de l'origine des espèces par mutations résulte du principe des unités des caractères, que Darwin a esquissé dans son hypothèse de la Pangénèse. Il en a déduit qu'il doit y avoir au moins deux types bien distincts de variabilité. L'un d'eux, qu'on appelle maintenant la fluctuabilité, a pour cause les variations dans l'activité des unités existantes, l'autre, désigné sous le nom de mutabilité, se rapporte aux changements que l'apparition d'unités nouvelles, ou la disparition de caractères présents, peuvent produire. Les variations fluctuantes se groupent autour d'un centre de grande densité ou les types moyens se trouvent réunis, elles sont d'autant plus rares qu'elles s'éloignent plus de cette médiocrité. Elles peuvent être isolées et perfectionnées par la sélection répétée, mais l'expérience montre que le progrès n'est que temporaire et ne cesse de dépendre de la continuation de la sélection. Elles ne sont pas l'origine de nouvelles espèces. Les mutations sont rares, quoiqu'on en connaisse maintenant un bon nombre d'exemples. Elles changent le type par un saut brusque, ordinairement faible, et donnent naissance à une nouvelle espèce élémentaire, qui, dès le début, est indépendante du type qui l'a produite, qui se maintient constante, pourvu qu'il n'y ait pas de croisements avec d'autres formes.

Dans mon livre sur l'origine des espèces par mutations j'ai réuni un grand nombre de faits en faveur des déductions qui me semblent découler du principe de Darwin. Je les trouvais surtout dans l'expérience des agriculteurs et des horticulteurs et j'en ai contrôlé un bon nombre au moyen de cultures dans mon jardin d'expérimentation. Il me semble bien prouvé, au moins pour un grand nombre de genres de plantes, que les nouvelles formes apparaissent brusquement, sont constantes dès l'origine et ont la valeur d'espèces élémentaires comme on en trouve dans la nature. J'ai montré, en outre, que les variations fluctuantes ne se prêtent pas à la production de variétés indépendantes et que la sélection des agriculteurs repose plutôt, au moins pour les céréales, sur l'isolement de formes préexistantes, mais non reconnues, dans les mélanges qu'on appelait ordinairement des variétés ou des espèces.

Dans toute cette discussion j'ai eu soin de ne pas citer mes expériences sur les Oenothères. Elles forment un cas spécial et la théorie des mutations est un principe général qui en est absolument indépendant. Il est vrai, que s'est à présent le seul cas, dans le règne végétal, qui se prête aisément à des expériences directes sur l'origine des espèces, mais évidemment il n'est pas permis de conclure de cette circonstance que la théorie des mutations[1]) serait fondée sur cet exemple seul.

Mes cultures m'ont appris que les Oenothères se trouvent à présent dans une condition de grande mutabilité. C'est le cas de l'Oenothère de Lamarck et, à un degré moindre, de quelques formes très affines, parmi lesquelles l'*Oe. biennis* de nos dunes offre sans doute le cas le plus frappant. Il me semble très probable que la mutabilité, dans ce groupe, n'a commencé que lentement, qu'elle s'est accrue au cours du temps parallèlement à l'évolution des formes qui, par la production répétée d'espèces nouvelles, a finalement conduit à l'apparition de l'Oenothère de Lamarck. C'est cette accumulation successive de caractères mutables que j'ai appelée période de mutabilité.

Les formes voisines de l'Oenothère de Lamarck, qui se rattachent probablement d'une façon plus ou moins intime à la lignée de ses ancêtres, et pour lesquelles il importe donc d'étudier expérimentalement le degré de mutabilité, sont malheureusement bien mal connues jusqu'à présent. L'*Oe. biennis* seul fait exception à cette règle; il est considéré, par beaucoup de systématiciens, comme le type dont l'Oenothère de Lamarck est dérivé, et on sait, par les cultures de M. Stomps, qu'il peut produire, par mutation, au moins deux formes, analogues aux races dérivant de l'*Oenothera Lamarckiana*[2]). Ce sont des *nanella* et des *semigigas*, précisément les mutations expérimentales qui ont le plus vivement intéressé les expérimentateurs et le public.

En dehors de l'*Oe. biennis* L. il y a principalement deux formes, qui semblent très voisines de l'Oenothère de Lamarck, et qui même ont, bien souvent, été confondues avec lui et avec l'*Oe. biennis* lui-même. De plus, leurs noms sont considérés par la plupart des auteurs comme synonymes. Ce sont l'*Oe. suaveolens* de Desfontaines et l'*Oe. grandiflora* décrit par Aiton. Le premier se trouve à l'état

1) Leclerc du Sablon, De la nature hybride de l'Oenothère de Lamarck (Revue générale de Bot., T. XXII, p. 266, 1910).

2) Th. J. Stomps, Mutation bei *Oenothera biennis* (Biolog. Centralbl., T. XXXII, 1912, p. 521, Taf. I).

subspontané dans un grand nombre de localités de l'ouest de la France; le second est une espèce dite indigène de l'Alabama. J'ai cultivé les deux formes dans mon jardin d'expériences, l'une à côté de l'autre. Elles ne se ressemblent pas du tout. Le *suaveolens* a le port de l'*Oe. biennis* L., mais les fleurs sont plus grandes, d'une odeur suave très prononcée, et les fruits sont de moitié plus longs. Le *grandiflora* est de taille plus haute, a le port de l'*Oenothera Lamarckiana*, mais il est de beaucoup plus grêle dans tous ses organes. Il a les fruits longs et étroits, en opposition aux fruits courts et trapus de l'espèce de Lamarck. Ses fleurs ont la même odeur que celles de l'*Oe. suaveolens*. Dans ce dernier les stigmates sont entourés des étamines, comme dans l'*Oe. biennis*, tandis que dans le *grandiflora* ils égalent ou même surpassent le sommet des anthères, comme dans le *Lamarckiana*.

Comme la synonymie des deux formes en question est entourée de beaucoup de doutes, je donnerai ici quelques indications bibliographiques[1]). Presque tous les auteurs citent Aiton, *Hortus Kewensis* (1810), comme l'autorité donnant l'*Oe. grandiflora*. Aiton lui-même, dans cette seconde édition, renvoie à Willdenow, *Species plantarum*, Vol II, 1799, p. 306, et celui-ci renvoie à la première édition d'Aiton (1789). Les descriptions de Aiton se bornent à la diagnose suivante: *Oen. foliis ovato-lanceolatis, staminibus declinatis, caule fruticoso*, ce qui, pour le sous-genre *Onagra*, nous apprend très peu de choses. Willdenow y ajoute seulement "*caulis folia et germina glabra, corolla flava maxima, petalis vix retusis*". Aiton, dans sa première édition de l'*Hortus Kewensis*, ne donne pas l'espèce comme nouvelle, mais renvoie à L'Héritier, *Stirpes novae*, Tome II, Tab. 4, volume bien plus rare que la première partie du même ouvrage et qui ne semble être consulté, sur ce point, que par peu d'auteurs.

Un échantillon authentique de Desfontaines de son *Oe. suaveolens* se trouve dans l'herbier général du Muséum d'histoire naturelle à Paris, où je l'ai étudié en 1895 et en 1913[2]). Par ses feuilles, par ses fruits très longs, par ses boutons très larges et par son port il ressemble complètement à l'*Oe. suaveolens* de la forêt de Fontaine-

1) *Opera VI*, p. 579.

2) Une photographie de cet échantillon a été publiée par M. Davis dans le Bulletin of the Torrey Botanical club, T. 39, Pl. 39, Nov. 1912. Il se trouve dans l'herbier de Michaux mais l'étiquette porte le nom de *suaveolens* écrit de la main de Desfontaines. Malheureusement, sur le même carton un exemplaire d'une espèce tout à fait différente a été collé, avec l'étiquette: *Oenothera grandiflora*, auquel il ne ressemble guère.

bleau, que j'aurai bientôt l'occasion de décrire. Il ne peut y avoir aucun doute sur l'identité de cette forme. L'espèce a été publiée dans le "*Tableau*" de Desfontaines, livre rare à ce qu'il paraît, mais dont je possède la 1e et la 2e édition[1]).

L'auteur ne donne pas de descriptions, mais seulement une liste des espèces cultivées au Jardin botanique du Muséum d'histoire naturelle à Paris. Dans la préface il dit avoir desséché un exemplaire de chaque espèce nommée et renvoie ainsi le lecteur à l'herbier du Muséum. En comparant les deux éditions on trouve qu'il a lui-même substitué le nom de *grandiflora Willd.* à son premier nom de *suaveolens*. En effet, les espèces de la première division, à capsules cylindriques, du genre *Oenothera*, sont les suivantes:

1e Edition 1804 p. 169	2e Edition 1815 p. 195
Oen. biennis L.	*biennis* L.
suaveolens	*grandiflora* Willd.
parviflora L.	*parviflora* L.
muricata L.	*muricata* L.
longiflora L.	*longiflora* L.
mollissima L.	*mollissima* L.
	odorata Jacq.
nocturna Jacq.	*nocturna* Jacq.
albicans Lam.	*albicans* Lam.
sinuata L.	*sinuata* L.

Il me semble donc qu'on est en droit d'inférer de ces données qu'en 1804 Desfontaines ne connaissait pas l'*Oe. grandiflora* d'Aiton, quoique la première édition d'Aiton fût de 1789 et le *Species plantarum* de Willdenow de 1799. Il semble avoir changé le nom en s'appuyant sur la diagnose trop courte de Willdenow. La synonymie reste donc bien douteuse.

Persoon décrit sous le nom de *suaveolens* une espèce à laquelle il ajoute comme synonyme douteux "*Oe. grandiflora* Ait.?"[2]). Il n'a pas d'espèce du nom de *grandiflora*. Le *Prodrome* de De Candolle donne les *grandiflora* Ait. et *suaveolens* Desf. comme espèces différentes, mais ajoute à la dernière "*An ad Oe. grandifloram referenda*?[3]).

1) Tableau de l'École de botanique du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris 1804, et Tableau de l'Ecole de botanique du jardin du roi, 2e Edition, Paris 1815.

2) Persoon, *Synopsis plantarum, seu enchiridion botanicum*, I, 1805, p. 407.

3) De Candolle, Prodromus, Tome III, 1828, p. 46, No 8 et No 9.

Les autres auteurs que j'ai pu consulter donnent les deux noms comme synonymes. Dans les flores de France on trouve généralement le nom *suaveolens* Desf. et non celui d'*Oe. grandiflora.* L'espèce est citée comme subspontanée dans tout l'Ouest de la France, spécialement Normandie, centre, environs de Paris, Lot-et-Garonne, Vendôme, vignes de Saint-Hilaire de Riez, Loire-Inférieure, vignes de Saint-Michel de Retz, etc.[1]). Elle se répand de plus en plus. D'après des échantillons que M. X. Gillot d'Autun et M. F. Gagnepain ont eu la bienveillance de m'envoyer l'espèce paraît être partout la même et identique à la forme de la forêt de Fontainebleau. Dans ce cas l'*Oe. grandiflora* de l'Alabama ne se trouverait pas à l'état subspontané, échappé des jardins, en France[2]).

Dans la forêt de Fontainebleau l'*Oe. suaveolens* a une station si riche en individus que je n'en ai guère trouvé autant pour d'autres espèces, soit en Amérique, soit en Europe. Elle consiste en quatre localités quelque peu éloignées l'une de l'autre et situées autour du village de Samois. J'ai eu le grand avantage de visiter ces localités en compagnie de M. L. Blaringhem, qui les connaissait depuis une dizaine d'années et qui, d'ailleurs, m'en avait procuré des graines l'année dernière. J'avais semé ces graines dans mon jardin expérimental, étudié le degré de pureté des divers lots, ainsi que les caractères de l'espèce pendant tout le développement de la germination jusqu'à la production de nouvelles graines. De la sorte je m'étais suffisamment préparé pour apprécier l'état des stations surtout là où le *suaveolens* se trouvait mélangé au *biennis.*

M. Blaringhem avait désigné les quatre localités par A. B. C. et D, et me conduisit en premier lieu à la première. Elle est située sur la route de Melun à Fontainebleau, entre Samois et Bois-le-Roi près du cimetière de Samois. C'est un verger délaissé, à droite de la chaussée quand on vient de Melun. Il se trouve sur la pente de la colline siliceuse, et, en amont, on voit les roches à découvert entre les arbres de la forêt. Le terrain du verger est tout à fait envahi par des herbes, et des jeunes Chênes et des Pins de 12 à 15 années y

1) Boreau, Flore de France; James Lloyd, Flore de l'Ouest de la France, 1886, p. 132; G. Rouy et Camus, Flore de France, 1900, Tome VII, etc.

2) Pour prouver cette assertion, j'aimerais beaucoup semer des graines d'autant de stations que possible, dans l'espoir de trouver peut-être quelque part la deuxième forme. Je serais donc extrêmement reconnaissant aux botanistes qui voudraient bien me prêter leur précieuse collaboration dans cette question en m'envoyant des graines, récoltées en France à l'état sauvage ou subspontané, des formes en question.

poussent entre les vieux Pommiers mourants et rongés de lichens. Les Genêts y sont fréquents (*Sarothamnus scoparius*) et indiquent une pauvreté du sol en calcaire, et tout autour la forêt abonde en *Pteris aquilina* et en *Polypodium vulgare*, mais à quelque distance les Peupliers portent une riche végétation de Gui, ce qui indique, que, là au moins, le calcaire ne fait pas défaut. Les Guis se trouvent aussi sur les Peupliers qui environnent les autres stations. Ce verger portait entre deux et trois cents individus en fleurs et en fruits, et un grand nombre de rosettes de feuilles radicales, destinées à fleurir l'été prochain. Presque toutes les tiges portaient des capsules mûres, déjà ouvertes et laissant échapper leurs graines. Les sommets des épis étaient encore fleuris, aux larges fleurs à odeur suave. Les Oenothères appartenaient tous à la même espèce élémentaire, il n'y avait pas d'autres types mélangés au *suaveolens* et les graines que M. Blaringhem m'avait envoyées de cette localité m'avaient donné aussi une culture uniforme et pure. C'est pourquoi je me propose de tirer de cette localité la race pour mes expériences.

De l'autre côté de la chaussée, éloignée seulement de quelques centaines de mètres, se trouve la localité B. Elle est de beaucoup plus grande et plus riche en individus. Nous en avons vu des milliers et des milliers en fleurs et en fruits, et un nombre correspondant de rosettes. La station commence, comme la première, dans un vieux verger entouré des Peupliers de la forêt et dans cette partie nous avons examiné, autant que possible, tous les individus, afin de nous assurer qu'il n'y avait point de *biennis* parmi eux. Après avoir constaté ce fait, nous avons récolté des graines sur quelques dizaines d'individus, ce qui nous donnait environ 300 cmc. de graines, dans le but de les semer ailleurs pour en avoir une station subspontanée plus aisément accessible.

Ici, comme dans l'Amérique septentrionale, les Onagres préfèrent les terrains défrichés et labourés. Ils ne se répandent pas dans les parties adjacentes de la forêt proprement dite. Par contre, ils recherchent les champs cultivés, et comme, de l'autre côté, le verger touche à des champs de Pommes de terre, des cultures d'Asperges et d'autres plantes potagères, les Oenothères se sont multipliés là d'une manière étonnante. Cependant ils y rencontraient l'*Oe. biennis*, qui ne se trouve pas dans la forêt, mais qui abonde dans les champs avoisinants. Il y en avait des milliers, soit en rosettes de feuilles radicales, soit en tiges mûres, mais seulement de très rares exemplaires étaient encore fleuris. Ici nous avons eu l'occasion de nous

assurer de la validité des caractères et de la séparation très nette des deux espèces. Les rosettes de l'*Oe. biennis* ont, à cette époque, en octobre, des feuilles d'un vert plutôt pâle et luisant, et dont les bords se recouvrent de telle manière, que la rosette forme une plaque ronde sans lacunes. De plus, les feuilles se pressent contre le sol, ce qui rend les rosettes bien plates. L'*Oe. suaveolens*, au contraire, a des feuilles d'un vert plus foncé, plus longues et étroites, ne se touchant presque pas et plus ou moins arquées. Il arrive bien souvent que les tiges mûres produisent, à leur base, des rosettes latérales, et ceci nous a donné un moyen de contrôler notre détermination faite sur les fruits. Il est bien connu que, dans les épis des Oenothères, la grandeur des fruits diminue de la base vers la partie moyenne, pour diminuer encore un peu vers le sommet. Il ne faut donc comparer, en étudiant les différences entre deux espèces affines, que des fruits pris à la même hauteur de l'épi. Ceci posé, on peut dire que les fruits de l'*Oe. suaveolens* sont environ de moitié plus longs que les fruits correspondants de l'*Oe. biennis*. Lorsque ce caractère se trouve combiné à la grandeur et à l'odeur des fleurs, il ne reste aucun doute sur l'identité de l'échantillon examiné. Mais bien souvent, et surtout dans le cas de l'*Oe. biennis*, il n'y avait plus de fleurs. C'est alors que, ayant reconnu la plante par ses fruits, nous l'arrachions pour trouver la confirmation de notre détermination dans les rosettes latérales.

Cette station s'étend sur environ un kilomètre dans les champs d'herbes potagères et, plus on s'éloigne de la forêt, plus les *biennis* augmentent en nombre tandis que les *suaveolens* deviennent plus rares. Nous avons vu des champs où le sol était, par places, presque complètement couvert par les rosettes. C'est dans ce mélange qu'il faut s'attendre à trouver des hybrides naturels entre les deux espèces en question. L'un de ces hybrides, l'*Oe. suaveolens* × *biennis*, est bien connu par les recherches expérimentales de M. Gagnepain qui l'a cultivé et décrit il y a une douzaine d'années[1]). Mais comme je n'avais pas cultivé ces hybrides l'année dernière, je n'y ai pas fait attention dans notre visite à la station de Fontainebleau.

La station C se trouve de l'autre côté de Samois, sur la route allant à Moret-sur-Loing. C'est une ancienne carrière, où l'on déterre les pierres pour les murailles des bâtiments. Il y a du calcaire, mais les Genêts n'y manquent pas. La carrière se trouve au milieu d'un

1) F. Gagnepain, Sur un hybride artificiel *Oenothera suaveolens* × *biennis*. Bull. Assoc. Franç. de bot., Août-Septembre, 1900.

champ délaissé et les Oenothères y fleurissaient par milliers. Seulement, c'était un mélange à parties presque égales des deux espèces en question, et les graines que j'en avais semées dans mon jardin m'avaient offert le même mélange. Nous avons rencontré ici une douzaine d'exemplaires de l'*Oe. suaveolens*, aux fruits longs et aux fleurs grandes et odorantes, mais dont les pétales avaient une couleur jaune soufre, ce qui nous rappelait l'*Oe. biennis sulfurea* de Tournefort. Nous trouvions en outre des fascies, des fleurs sans pétales et d'autres déviations. Dans l'herbe et sur les champs avoisinants les rosettes de feuilles radicales des deux espèces abondaient. *Pteris aquilina*, une plante calcifuge, remplissait le taillis environnant tandis que l'*Inula Conyza* et le *Chondrilla juncea* attiraient notre attention dans la carrière et dans les champs. Un peu plus loin dans la forêt se trouvait un taillis de *Robinia Pseudacacia*, correspondant à la quatrième station des Oenothères[1]).

Dans l'Alabama j'ai étudié l'année dernière, Septembre 1912, trois stations de l'espèce élémentaire que les auteurs américains désignent sous le nom d'*Oe. grandiflora* Ait. Elles se trouvaient à Mobile, grande ville marchande tout près du golfe du Mexique, à Castleberry, une des stations de la ligne du chemin de fer de Mobile à la Floride et à Dixie Landing, sur la rivière qui porte le même nom que l'État. La station de Castleberry était la meilleure des trois. Les Oenothères s'y trouvaient sur un champ de Maïs, à une distance d'une demi-heure du village, le long du chemin de fer du côté de Mobile. La station avait été très riche en individus, il y a quelques années, lorsque le champ était en friche. Maintenant il était cultivé et entre les pieds de Maïs les rosettes abondaient, mais les tiges fleuries étaient reléguées au bord. Nous en trouvions en fleurs et en fruits; des graines de l'échantillon le plus vigoureux j'ai eu cette année une culture très pure et uniforme de l'espèce en question. Il n'y avait pas d'autres espèces dans le voisinage à l'exception des rosettes de l'*Oe. laciniata*, plante aux tiges couchées sur la terre et fleurissant à une autre époque de l'année. Il n'est guère probable qu'elle puisse donner des hybrides avec l'*Oe. grandiflora*, aussi n'en avons-nous pas trouvé. La station de Mobile était tout près de la ville et probablement échappée des jardins, où nous avons vu l'espèce à l'état cultivé. On l'aime beaucoup pour ses fleurs grandes et luisantes, d'une odeur très agréable.

---

1) Voir l'article de M. Blaringhem dans la Revue gén. de Bot., T. XXVbis, 1914: «*L'Oenothera Lamarckiana Seringe et les Oenothères de la Forêt de Fontainebleau*».

Après Mobile et Castleberry j'ai visité la station de Dixie Landing en compagnie de M. H. H. Bartlett de Washington[1]). Cette localité avait été découverte un peu avant 1778 par le voyageur Bartram, qui récoltait des graines pour l'horticulteur anglais John Fothergill. Celui-ci les a mises dans le commerce dès l'année citée. Depuis ce temps l'espèce se trouve cultivée dans les jardins de l'Angleterre et d'autres pays de l'Europe; elle ne semble cependant pas être bien répandue. Lorsque nous visitâmes Dixie Landing, les Oenothères y croissaient par milliers d'individus sur les champs délaissés de Coton. Il ne se répandaient guère dans le bois vierge environnant. Nulle part, cependant, l'*Oe. grandiflora* n'était pur dans ces environs, partout il se trouvait mélangé à au moins une autre espèce, l'*Oe. Tracyi*, décrit par M. Bartlett. La plupart des plantes, c'est-à-dire plusieurs milliers, étaient encore en fleurs, quoiqu'elles portaient déjà des fruits mûrs. C'était surtout le cas dans les champs délaissés depuis plusieurs années et qui étaient envahis par une herbe haute, que les Oenothères ne parvenaient que rarement à surpasser. Dans les champs, qui indiquaient par les restes des Cotonniers qu'ils avaient été cultivés l'année précédente (1911), nous trouvâmes aussi des centaines de rosettes à feuilles radicales.

Les hybrides entre l'*Oe. grandiflora* et l'*Oe. Tracyi* paraissaient être aussi fertiles que les espèces mères, et il était tout naturel de trouver, parmi eux, des types issus de croisements successifs, ternaires et quaternaires. Aussi avons-nous pu distinguer une douzaine de formes intermédiaires. Quelques-unes d'entre elles semblaient même indiquer le concours d'une troisième espèce, et comme elles se rapprochaient de l'*Oe. Lamarckiana* par les caractères de leurs fleurs et leurs boutons floraux, il ne me paraît pas impossible que cette espèce ait été introduite là aussi, et qu'elle ait pris part aux croisements. Malheureusement les hybrides en question ne portaient pas de fruits mûrs. Nous n'avons pas pu nous assurer de la présence des espèces typiques pures dans cet endroit; ni l'*Oe. grandiflora*, ni l'*Oe. Tracyi*, ni d'autres ne se trouvaient représentés par des échantillons d'une pureté incontestable. Aussi, il nous parut très imprudent de tirer de cette localité des races pour des cultures expérimentales comme l'a fait M. Davis, avant de connaître la population mélangée des Onagraires de Dixie.

Il me reste à rappeler le fait que, dans l'Alabama, on n'a pas en-

---

1) The evening primroses of Dixie Landing, Alabama. *Opera VI*, p. 551.

core rencontré la forme cultivée et subspontanée connue en France sous le nom d'*Oe. suaveolens* Desf. De plus, cette forme ne semble pas encore avoir été retrouvée ailleurs en Amérique.

L'herbier de Lamarck a été acquis au Muséum d'histoire naturelle en 1886[1]). Lamarck lui-même l'avait vendu en 1824 à J. A. C. Roeper qui le transporta à Rostock, lorsqu'il fut nommé professeur à cette Université. Roeper a intercalé les échantillons de Lamarck dans son propre herbier, qui passa en la possession de l'Université de Rostock en 1877 environ et fut uni à l'herbier du jardin botanique de cette ville. En 1886 l'herbier de Lamarck fut extrait de l'herbier de Rostock et retourna en France. Les échantillons n'étaient pas fixés sur leurs papiers[2]).

Lamarck n'a publié que les quatre premiers volumes de la Botanique dans l'*Encyclopédie botanique* (1783–1796), Poiret, son collaborateur pour le quatrième volume, a continué la partie botanique dans cette *Encyclopédie* (Tome V-XIII, 1804–1817.) Il avait la coutume d'indiquer dans l'herbier de Lamarck les spécimens sur lesquels il fondait sa diagnose par les mêmes numéros que portaient les espèces correspondantes dans l'*Encyclopédie*[3]). Pour les Onagraires, ces numéros ont été perdus dans l'herbier, en 1900, lorsque les échantillons et les étiquettes furent collés sur de nouveaux feuillets. Cependant, j'ai eu l'avantage d'étudier l'herbier en 1895 et j'ai pris des notes sur les espèces qui m'intéressaient. Le numéro de l'espèce *Oe. grandiflora* Lam. est 12, le dernier de la série des Onagraires. Je trouvai, dans la même enveloppe, deux échantillons qui portaient ce numéro, et qui correspondaient donc à la diagnose et doivent en être considérés comme les spécimens authentiques[4]). Tous les deux étaient des tiges magnifiques, bien fleuries, et assez bien conservées.

Malheureusement, ces deux échantillons ne représentent pas la même espèce élémentaire. On peut se demander lequel des deux est le vrai spécimen authentique, correspondant à la diagnose dans l'*Encyclopédie*. Pour cette raision je les ai soumis à un examen critique en 1895, et j'ai répété cette recherche en 1913. Il me paraît bien évident que la diagnose correspond à l'un de ces échantillons et non à l'autre et que le premier doit, en conséquence, être considéré

1) Bureau (C. R. de l'Acad d. Sc., janvier 1887).

2) Ed. Bonnet, L'herbier de Lamarck, son histoire, ses vicissitudes, son état actuel (Journal de Botanique, T. 16, 1902, p. 129—138).

3) Bonnet, l. c., p. 135.

4) Die Mutationstheorie, Vol. 1, 1901, p. 317.

comme le type de l'espèce. Tous les auteurs qui se sont intéressés à ce sujet sont de la même opinion, à l'exception seule de M. Davis, qui prend l'autre exemplaire pour le type de l'espèce. Pour cette raison il me semble utile de décrire les résultats de mes recherches avec tous les détails nécessaires[1]). Je désignerai les deux échantillons par (A) et par (B), le premier étant celui qui je tiens pour le type de l'espèce[2]).

L'échantillon (A) est évidemment un rameau latéral cueilli en automne. Il porte lui-même deux branches fleuries. Il a quatre fleurs et un grand nombre de boutons floraux, mais pas de fruits. Seulement on voit un ovaire d'une fleur tombée probablement quelques jours auparavant. Les fleurs ont les stigmates étalés, surpassant clairement les sommets des étamines, ce qui est un des meilleurs caractères de l'espèce qu'on connaît à présent sous le nom d'*Oe. Lamarckiana* Seringe (*Oe. grandiflora* Lam.). Les fleurs sont très grandes, mais dans les plantes cultivées elles sont ordinairement plus petites sur les branches de l'automne que sur l'épi principal. Les boutons sont larges, ce qui est un autre caractère, qui distingue l'*Oe. Lamarckiana* notamment de l'*Oe. grandiflora* de l'Alabama, qui a les boutons très minces.

L'échantillon (B) est ramifié lui aussi et porte un assez grand nombre de fleurs et de boutons floraux. Il est de beaucoup plus feuillu que l'autre. M. Davis en a étudié la photographie avec beaucoup de soins et l'a comparée aux races hybrides dérivées de la station de Dixie Landing, en Alabama, que j'ai décrite plus haut. Peut-être l'échantillon (B) a-t-il été cueilli lui-même sur un exemplaire hybride du Jardin des Plantes.

Le rameau (A) porte sur l'étiquette l'indication "*d'amérique sept.*" ce qui nous apprend que la plante a été recueillie en Amérique. L'étiquette du rameau (B) porte le nom *grandiflora* entre parenthèses, ce qui, à mon avis, indique que Lamarck et Poiret ne l'ont identifié à l'autre qu'avec un certain doute, justifié d'ailleurs par

---

1) Dans mon livre sur la *Mutationstheorie* (Vol. I, 1901, p. 313—318) j'ai exposé les résultats de mes recherches dans les herbiers du Muséum d'histoire naturelle, faites en 1895.

2) M. Davis a publié une photographie de l'échantillon B. dans: Bull. of the Torrey Botanical Club, T. 39, p. 519—539, 19. Nov 1912. Voir la Planche 37. Il n'a pas visité le Muséum d'histoire naturelle et il semble qu'il n'a pas connu l'échantillon A. Ceci expliquerait la confusion qui l'a conduit à penser que l'*Oe. grandiflora* Lam. ne serait autre chose qu'une forme de l'*Oe. grandiflora* de l'Alabama, ce qu'il n'est certainement pas.

leur ressemblance bien insuffisante. L'étiquette (B) porte en outre: "*flores magni lutei, odore grato, caulis* 3 *pedalis*". Dans la description que l'auteur ajoute à la diagnose trop courte dans l'*Encyclopédie* (Tome IV, p. 554) il ne fait pas mention du caractère de l'odeur, ce qui prouve que l'odeur agréable n'était pas un caractère du type authentique, mais une marque spéciale de la forme (B). Cette remarque rapproche la dernière de l'*Oe. grandiflora* de l'Alabama.

La description se termine par la phrase: "On la cultive au jardin du Muséum d'histoire naturelle (V. S.)." Les lettres V. S. (vidi siccum) indiquent que l'auteur a basé sa diagnose sur le spécimen desséché, mais il est bien clair qu'il a étudié aussi les plantes du Jardin des Plantes, parce qu'il décrit les fruits et que les fruits manquent sur chacun des deux échantillons (A) et (B).

M. Bonnet, qui a étudié à fond les anciens herbiers conservés au Muséum d'histoire naturelle, est arrivé à la conclusion que les plus grands botanistes, ceux qui ont mis le plus de précision dans leurs descriptions et d'ordre dans leurs ouvrages, sont précisément ceux qui ont le plus négligé leurs collections de plantes sèches; c'est pourquoi un échantillon d'herbier ne doit servir à infirmer une description publiée que s'il n'existe aucun doute sur son identité. La description vaut mieux que l'herbier [1]). Or, il est évident que l'échantillon (A) correspond exactement à l'espèce comme on la connaît à présent, tandis que l'échantillon (B) est entouré de doutes.

La description de l'espèce No 12 dans l'*Encyclopédie* comprend, en dehors des caractères visibles sur les échantillons de l'herbier, la description des fruits, que l'auteur a probablement étudié sur des spécimens du Jardin des Plantes. Il dit que la nouvelle espèce diffère de l'*Oe. longiflora* par "ses fruits lisses et courts". Cette indication nous met en état de trancher la question. Comparés à ceux du *longiflora* les fruits de l'*Oe. Lamarckiana* Ser. et de l'*Oe. grandiflora* de Castleberry, en Alabama, sont lisses tous les deux, alors que l'*Oe. longiflora* les a couverts de longs poils. Mais l'*Oe. grandiflora* a les fruits minces et longs, tandis que le *Lamarckiana* les a courts et trapus. On s'en convaincra aisément en comparant la figure ci-jointe qui représente en grandeur naturelle les fruits de la partie moyenne de l'épi, combinés à ceux de l'*Oe. suaveolens* de Desfontaines (fig. 1).

Donc, si M. Davis est en droit d'identifier l'échantillon (B) à l'*Oe. grandiflora*, cet échantillon doit avoir été pris sur une plante

---

1) Ed. Bonnet, l. c., p. 138.

à fruits longs et minces, ce qui ne répond pas à la description donnée dans l'*Encyclopédie*. Au contraire, l'échantillon (A) correspond exactement à l'espèce qu'on cultive maintenant et dont les fruits sont conformes à la diagnose de Lamarck.

De toute cette discussion, un peu longue, il résulte que l'échantillon (A) est le spécimen authentique de l'*Oe. grandiflora* Lamarck (*Oe. Lamarckiana* Ser.) et que l'autre rameau a été ajouté au même numéro avec la négligence ordinaire des grands savants, indiquée par M. Bonnet. D'ailleurs, tous les auteurs sont du même avis sur ce point. Le premier, et peut-être le principal appui est donné par le spécimen de l'Abbé Pourret, qui se trouve dans la collection léguée en 1847 au Muséum d'histoire naturelle par le Dr. Barbier. Cet échantillon porte le nom d'*Oe. grandiflora* Lamarck., écrit en grandes lettres par le secrétaire de l'Abbé; il est évidemment originaire de l'époque à laquelle Lamarck reçut son exemplaire, et provient probablement des cultures du Jardin des Plantes[1]). Il consiste en deux épis fleuris et deux fleurs isolées, collés sur le même feuillet sur lequel est inscrit le nom. Les fleurs sont grandes, les stigmates s'élèvent au-dessus des étamines et les boutons floraux sont larges. Par tous ces caractères et par son port cet échantillon montre clairement qu'il appartient à la race que je cultive maintenant, et le nom *grandiflora* Lam. indique que Pourret le prenait pour identique au spécimen authentique de Lamarck.

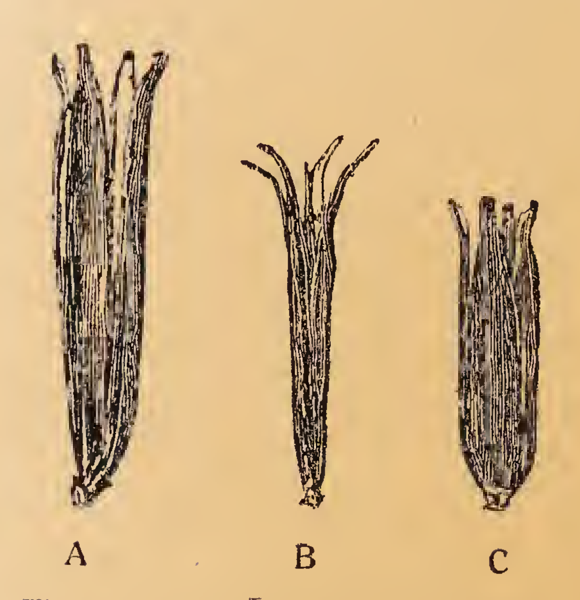


Fig. 1. - Fruits mûrs d'Oenothères. A. *Oe. suaveolens* Desf. – B. *Oe. grandiflora* Ait. – C. *Oe. Lamarckiana* Ser. – Grandeur naturelle.

Seringe a changé le nom de Lamarck — *Oe. grandiflora* — en lui substituant le nom de *Lamarckiana* qui est maintenant généralement adopté. En comparant le spécimen authentique de Lamarck à l'*Oe. grandiflora* décrit par Aiton dans l'*Hortus Kewensis*, il découvrit que les deux types ne sont pas les mêmes et en conclut qu'il valait mieux ne pas leur donner le même nom[2]). Il est donc évident

1) Dans la collection de l'Abbé Pourret il y a en outre un échantillon de l'*Oe. biennis* L. C'est celui dont M. Davis a publié une photographie (l. c. Pl. 38) en le confondant avec l'échantillon de l'*Oe. grandiflora* Lam. de Pourret qu'il paraît ne pas connaître.

2) Seringe, dans De Candolle Prodromus Regni vegetabilis, Vol. III, 1828, p. 46.

que Seringe admettait l'identité de l'espèce actuelle avec le type de Lamarck.

Mes cultures de l'*Oenothera Lamarckiana* dérivent d'un champ délaissé des environs de Hilversum, où les Oenothères s'étaient échappés des cultures avoisinantes de M. Six. Celui-ci avait acheté ses graines chez Benary d'Erfurt. La maison Benary a offert l'espèce pour la première fois en 1861 en renvoyant à une recommandation faite par le "Royal Horticultural Society" de Londres[1]). Les graines provenaient de l'établissement de MM. Carter et Cie à High Holborn près de Londres, qui venaient de les mettre dans le commerce en s'appuyant sur la détermination faite pour eux par Lindley[2]).

La haute autorité de ce dernier prouve donc, encore une fois, l'identité de l'espèce actuelle avec le type de Lamarck.

Il résulte de cette discussion que le nom *Oe. grandiflora* Lamarck. = *Oe. Lamarckiana* Ser. est donné par Lamarck, Pourret, Seringe, Lindley et presque tous les autres auteurs à l'espèce uniforme et bien connue qu'on cultive maintenant sous ce nom. Seul M. Davis, en s'appuyant sur le second échantillon de l'herbier de Lamarck est d'une opinion contraire. Il identifie cet échantillon à l'*Oe. grandiflora* de l'Alabama. Mais comme ce dernier a les fruits minces et longs (fig. 1, B). et que Lamarck décrit les fruits de son espèce comme courts (fig. 1, C.), il est bien clair que M. Davis fait une erreur sur ce point. La synonymie des Oenothères est déjà assez embrouillée; il est bien heureux qu'il ne soit pas nécessaire de l'embrouiller davantage en changeant le nom de l'espèce le plus universellement cultivée.

MM. Carter et Cie disaient avoir reçu leurs graines du Texas, mais l'espèce n'a jamais été retrouvée dans cet État. C'est pourquoi M. Davis pense qu'il est possible que MM. Carter et Cie avaient reçu leurs graines d'une autre localité, par exemple des dunes des environs de Liverpool où l'espèce abonde. Il est certain que les indications de ce genre sont souvent données par les horticulteurs plutôt dans l'intérêt de la réclame que dans celui de la science pure, et qu'ils n'aiment pas à offrir des espèces en les désignant comme indigènres dans leur pays. Si, à l'exemple de Davis, on laisse tomber l'origine texane, la culture actuelle se rapproche évidemment de la culture d'il y a un siècle, dans le Jardin des Plantes, et on serait probablement en droit de supposer que les *Lamarckiana* de Liverpool

1) *Opera VI*, p. 376.

2) Floral Magasine, 1862. Comparez aussi L'illustration horticole, 1862, Pl. 318.

sont originaires soit de la même importation de l'Amérique que les plantes de Lamarck et de Pourret, soit d'une autre importation de la même époque.

A ce point de vue il est intéressant de comparer la figure donnée dans Smith, *English Botany* (Vol. VI, 1807, Pl. 1534). C'est un Oenothère à grandes fleurs, décrit sous le nom d'*Oe. biennis.* Le spécimen avait été cueilli dans les dunes de sables qui longent la côte près de Liverpool, où les Oenothères se trouvaient, de ce temps comme du nôtre, par milliers d'exemplaires. La planche représente une fleur sur l'épi comme figure principale, et comme figure de détail les organes sexuels. Dans toutes les deux les stigmates surpassent les étamines, ce qui est le caractère qui distingue le plus nettement l'*Oe. Lamarckiana* de l'*Oe. biennis.* Tous les autres caractères visibles sur la planche sont les mêmes pour les deux espèces. S'il est permis de se fier à ce détail, on est en droit de conclure que l'*Oenothera Lamarckiana* se trouvait déjà, du temps de Lamarck, à l'état subspontané dans les dunes de Liverpool, exactement comme maintenant, et cette conclusion plaiderait évidemment en faveur d'une origine commune pour l'échantillon de Lamarck et pour l'espèce actuelle.

(Revue générale de Botanique, Tome XXV bis [1914], page 151.)

THE PROBABLE ORIGIN OF OENOTHERA LAMARCKIANA SER.

(With Plates I–III.)

In a series of most interesting articles B. M. Davis has recently tried to prove that mutability might be a result of previous crosses. This view was first proposed by Bateson and Saunders, and applies especially to the phenomena which *Oenothera Lamarckiana* shows when seeds from the pure strain, and even from pure lines within this strain, are sown, as in the experiments I conducted in my experimental garden. Davis expected to be able to offer the desired proof by showing that *O. Lamarckiana* might be duplicated by crossing two other species of the same group. Up to this time, as a matter of fact, he has not succeeded in producing any form which comes sufficiently near *O. Lamarckiana* to be compared with it.[1]) But if he had succeeded in doing so, evidently it would not have been a proof for his assertion, unless his hybrid should show the same degree of mutability as does *O. Lamarckiana*, since we have as yet no means of judging from the morphological characters of a given plant whether its hereditary characters are in a stable or in an unstable condition.

In starting his experiments to produce a duplication of Lamarck's evening primose, Davis was unfortunate in the choice of the species for his combination. He chose *O. biennis* L. and a form which he assumed to be *O. grandiflora* Aiton. It is evident that the first condition of success in such work consists in the purity and the immutability of the species which are to produce the hybrid. If they are already in a mutable condition, it is to be expected that their hybrids, or at least some of them, may combine the different lines of mutability of their parents; and at all events, the mutability of such a hybrid would be no proof that this phenomenon may be produced by means of crossing. On the other hand, if the species to be crossed, or even only one of them, were not pure,

1) For a successful duplication of an elementary species by means of crossing, see *Oenothera biennis* × *O. cruciata* Nutt. in Gruppenweise Artbildung, p. 311.

the hybrid might inherit this impurity and show phenomena which might easily be mistaken for mutations.

It so happens that *O. biennis* is in a condition of mutability analogous to that of *O. Lamarckiana*, although not developed to the same high degree. From time to time it produces dwarfs, which are distinguished from it by exactly the same two characters which differentiate the dwarfs of *O. Lamarckiana* from their mother species, namely, low stature and sensitiveness to the attacks of some species of soil bacteria.[1]) Moreover, Stomps has shown that *O. biennis* may, although very rarely, double the number of chromosomes in its sexual cells, which in *O. Lamarckiana* produces the two mutants *O. gigas* and *O. semigigas*.[2]) As is now generally admitted, *O. gigas* results from the pairing of two mutated sexual cells, each of which had a double number of chromosomes. *O. semigigas*, on the other hand, is produced by the pairing of a sexual cell mutated in the same way, with a normal gamete; therefore it possesses only 21 chromosomes (14 + 7), while the number in *O. gigas* is 28. As yet, only *semigigas* mutants have been observed coming from *O. biennis*, and it is obvious that the double combination must be much rarer. As a proof of this special kind of mutability in *O. biennis*, however, the observations of Stomps are wholly sufficient.

In quoting these facts, Davis says that if it can be shown "that tested strains of this *biennis* are able to produce new forms of specific rank or even marked varieties, the mutationists would have much stronger evidence in support of the mutation theory than that based on the behavior of *O. Lamarckiana*."[3]) After conceding this strong position to his adversaries, Davis subjects the results of Stomps to a rather sharp criticism, which, unfortunately, is based upon a confusion of two wholly distinct types, namely, *O. biennis* L. var. *cruciata*[4]) and *O. cruciata* Nutt. He says: "It should be made clear that the form (*O. biennis cruciata*) is recognized in the more recent taxonomic treatments as a true species sharply distinguished

---

1) Stomps, Th. J., Mutation bei *Oenothera biennis* L. Biol. Centralbl. 32 : 521—535, 1912; also Zeylstra, H. H., *Oenothera nanella* De Vries, eine krankhafte Pflanzenart. Biol. Centralbl. 31 : 129—138, 1911. Vergl. ferner: Gruppenweise Artbildung 1913 : 296—304.

2) Stomps, Th. J., op. cit. p. 533.

3) Davis, B. M., Mutations in *Oenothera biennis* L.? Amer. Nat. 47 : 116—121 (especially p. 116), 1913; see also op. cit. 47 : 540—596. (especially p. 567), 1913.

4) Die Mutationstheorie 2 : 599, 1903.

from types of *biennis* by its floral characters" and "a cross between these types must certainly be regarded as a cross between two very distinct evolutionary lines and its product as a hybrid in which marked modifications of germinal constitution are to be expected."[1]) But, as a matter of fact, the Dutch *O. biennis cruciata* differs from *O. biennis* only in the characters of the petals; in all other respects it is wholly the same and therefore evidently only a subordinate variety of this species. It has not been dealt with in recent taxonomic treatments, since it occurs almost exclusively in the sand dunes of Holland, where it is produced from time to time by mutation from the mother form (first observed in 1900), without having been able until recently to multiply in the field so as to produce a persistent local variety.[2])

On the other hand, *O. cruciata* Nutt. is quite a different species, with narrow, brownish green leaves, and a different type of branching, of spikes, and of fruits. It grows wild in New York and Vermont, and is well known to all students of the American flora. By some authors it has been considered a variety of *O. biennis*, and this probably is the chief cause of Davis' confusion. The character and the behavior of its hybrids with *O. biennis* have been amply dealt with in my *Gruppenweise Artbildung*.

In the experiment of Stomps the dwarf and *semigigas* mutations were produced by hybrid strains of *O. biennis* and *O. biennis cruciata*, and it was assumed that such strains would behave as true species in all characters not related to the differentiating marks of the petals. It must be conceded, therefore, that the cross of these two forms may be treated "as though it were the combination of forms within the same species, which have similar germinal constitutions" (Davis, *op. cit.* p. 117).

But the most clear and simple way of obviating this whole objection is evidently to sow seeds of *O. biennis* of pure descent upon the same large scale as in the former experiment. This has been done, and a dwarf and a *semigigas* form have been produced by this pure line, besides some other mutations.[3]) They had the same characters as the former ones, and now provide us with the "strong support" asked for by Davis. Moreover, they show that his choice of *O. biennis* for a proof of the assertion that mutability

1) Amer. Nat. 47 : 117, 1913.
2) Die Mutations-Theorie 2 : 599, 1903.
3) Stomps, Th. J., Parallele Mutationen bei *Oenothera biennis* L. Ber. Deutsch. Bot. Gesells. 32: Heft 3, 1914.

might be produced by crossing immutable species was a most unhappy one.

The second condition for success in this kind of work is, as has been stated, the purity of the types to be crossed. As already quoted, Davis assumes that a cross between two very distinct evolutionary lines may give a hybrid with marked modifications of germinal constitution. This may be applied to his choice of the type which he calls *O. grandiflora* and which he has made the other parent of his initial cross. He got his seeds from Dixie Landing, Alabama, a locality where Bartram had discovered *O. grandiflora* about a century ago. He assumed them to be of the pure species, but a culture which I made in my garden from seeds kindly supplied to me by Mr. Davis proved to be a mixture and thereby threw a distinct doubt upon the purity of the station. For this reason I visited Dixie Landing in September 1912 and had the good fortune to be accompanied by Mr. H. H. Bartlett, of Washington, well known for his systematic researches among the wild species of this group. We found the station in a most desolate condition. A small-flowered species, *O. Tracyi*, in almost all respects different from *O. grandiflora*, had migrated into the same old cotton fields and mixed everywhere with the species of Bartram.[1]) On no single field was the original form pure; it was always mixed to such a degree with *O. Tracyi* and with their hybrids that we found it impossible to collect undoubtedly pure *grandiflora* seed from this locality. Moreover, the intermediate types were so numerous (over a dozen) that it was difficult to regard all of them as normal hybrids between only two parents. To produce such a diversity of forms, either one or both of the parents must have been in a mutating condition, or more than two species must have combined in the crosses. In both cases, the material can hardly be considered as a fit starting-point for experiments bearing upon the causal relations of crossing and mutability.

Recently I have shown that besides *O. biennis* some other species of *Oenothera* are actually in a state of mutability, and especially has one of the most common American types thrown off marked mutants in my experiment garden.[2]) The degrees of development of this condition, however, are very different in different species. In some of them mutations occur rarely, but they serve to throw

1) The evening primroses of Dixie Landing, Alabama. *Opera VI*, p. 551.

2) Gruppenweise Artbildung, pp. 296—312, 1913.

a doubt upon the stability of those forms for which no positive results have as yet been won. In other words, we may say that almost all the nearest allies of *O. Lamarckiana* are open to the suspicion of sharing at least some degree of the mutability of this species. There is no use, therefore, in trying to produce mutability by crosses of species of the same subgenus (*Onagra*) in order to show that this phenomenon is only a result of crossing, as is asserted by Davis.

Moreover, I might point out that the question should be dealt with from a general standpoint and not be limited to the evening primroses. If it should be true that phenomena like those of *O. Lamarckiana* could be produced by crossing immutable species, it would, of course, be of much higher scientific value to produce them in other families or genera, or at least in the other subgenera of the evening primroses. The chance of finding immutable parents for a cross would be far greater and the proof could be given as easily and in many cases with less amount of mechanical work and space in the garden. The line of work chosen by Davis seems to me to be necessarily without any chance of success.

Besides his experimental work Davis has made some historical researches to discover the origin of *O. Lamarckiana*.[1]) Unfortunately he has neglected to visit the Museum d'Histoire Naturelle at Paris, where the herbarium of Lamarck is preserved, and where other valuable documents concerning the first appearance of our species are to be found. For myself I visited these collections in 1895 and reported on the results of my investigations in my *Mutation theory* (vol. I. pp. 437–444 of the English edition). In October 1913 I repeated my visit and compared the authentic specimens with the remarks made upon them by Davis. I regret to say that, through his ignorance of the available evidence, Davis has been led to conclusions which are fully contradicted by the herbarium material, both of the "Herbier de Lamarck" and of the "Herbier général" of the Museum. As we shall see, the origin of *O. Lamarckiana* is the same as I have pointed out in my book.

In the herbarium of Lamarck, *O. grandiflora* (Lam.), which later was renamed by Seringe and called *O. Lamarckiana*, the

1) Davis, B. M., Was Lamarck's evening primrose (*Oenothera Lamarckiana* Seringe) a form of *Oenothera grandiflora* Solander? Bull. Torr. Bot. Club 39: 519—533, pls. 37—39, 1912; A much desired *Oenothera*. Plant World 16: 145—153, 1913; The problem of the origin of *Oenothera Lamarckiana*. New. Phytol. 12: 233—241, 1913.

name it still bears, is represented by two large flowering specimens. When I studied them in 1895, they were loose on their sheets and bore together the no. 12, indicating that they corresponded with no. 12 *O. grandiflora* of the *Encyclopédie méthodique, Botanique*, by Lamarck.[1]) About 1900 they were fastened on new sheets and the numbers have been lost.[2]) For convenience, I shall call these specimens *A* and *B*, the former being represented by our pl. I, while a photograph of *B* has been published by Davis.[3])

Unfortunately these two specimens do not belong to the same elementary species, but the question as to which of them is to be considered as the authentic specimen has been answered by all authors in the same way, with the exception of Davis. According to the general agreement *A* (pl. I) is the type of the species. Davis has not seen this specimen and has based his judgment upon the communications of botanists concerned with systematic rather than with elementary species.

The plant *A* corresponds exactly with *O. Lamarckiana* Ser. as it is now universally cultivated and as I know it from my own cultures. The specimen is evidently a side branch, picked in the autumn, and the flowers, although very large, are not quite so large as may be seen in July and August. It bears no fruits, but the sexual organs of the flowers and the form of the flower buds do not leave the least doubt concerning its identity. The stigma lobes are widely spread and raised by the long style high above the tops of the anthers, and this is one of the best characters of *O. Lamarckiana*. The buds are conical and thick, and not thin as in *O. grandiflora* Ait. For comparison I have given a group of flower buds (pl. I), picked in the autumn also, from my pure cultures. All the other marks correspond to those of the present species, although of course not all of them distinguish it from allied forms.

This sheet bears the label, "d'Amérique sept., tige rameuse, haute de 3 à 4 pieds," in the handwriting of Lamarck. The description in the *Encyclopédie* says of the origin of the species:

1) The Mutation Theory 1 : 442, 1901.

2) The herbarium of Lamarck was acquired by the Museum d'Histoire Naturelle in 1886. Vergl. Bonnet, Ed., L'herbier de Lamarck, son histoire, ses vicissitudes, son état actuel. Jour. de Botanique 16 : 129—138, 1902.

3) Davis, B. M., Was Lamarck's evening primrose (*Oenothera Lamarckiana* Seringe) a form of *Oenothera grandiflora* Solander? Bull. Torr. Bot. Club 39 : 519—533, 1912. See pl. 37.

"Cette espèce est originaire de l'Amérique septentrionale. On la cultive au jardin du Muséum d'Histoire Naturelle (V.S.)."[1]) The description, however, quotes some points which are not visible on the herbarium specimen, nor on specimen *B*. It is therefore clear that the author knew his plants from another source still, probably from the living material of the Jardin des Plantes. The most interesting point for us is the description of the fruits: "Le fruit est une capsule courte, cylindrique, glabre, tronquée légèrement, quadrangulaire, n'ayant environ que le tiers de la longueur du tube calicinal."[2]) This description wholly agrees with the fruits of the present species, especially if we remember that Lamarck based his description on a comparison with the only other large-flowered form he knew, *O. longiflora*. The short fruits at once distinguish our species from the allied types, such as *O. suaveolens* Desf. and *O. grandiflora* Ait., which have thin and proportionally long fruits.[3])

This character of the fruits shows that the description of the *Encyclopédie* has been based upon specimen *A* and not upon the other one. For, although *B* lacks fruits also, it belongs to an elementary species which has long and narrow fruits, as we shall soon see. Here I might point out that in systematic researches of this kind more value is to be attached to published diagnoses and descriptions than to the material preserved in a herbarium. The older systematists, as a rule, did not take much care of their material, even if they were very careful of their descriptions.[4]) The herbarium specimens are often found without their names and without any indication concerning their origin. The rule "de-

---

1) V. S. ("vidi siccum") means that the diagnosis is based on herbarium material.

2) Encyclopédie méthodique, Botanique par Lamarck, Tome IV, 1796, pp. 550—554, "Onagraire". Twelve species of this genus are enumerated, *O. longiflora* being no. 4, *O. corymbosa* no. 11 and *O. grandiflora* no. 12. A copy of the diagnosis of this last one may be found in my Mutation theory (p. 441) and in the article of Davis. The article in the Encyclopédie is not signed and was probably written by Poiret, who prepared many articles in vol. IV and wrote the whole of the later volumes. In the herbarium of Paris some of the specimens may be seen quoted with the authority of Poiret, as, for example, on the sheet of *O. suaveolens* Desf., where above that name is written *Oenothera grandiflora* Poiret Encyclopédie (Cf. pl. 39 of the article of Davis).

3) L'*Oenothera grandiflora* de l'herbier de Lamarck. *Opera VI,* p. 564.

4) Cf. Bonnet, op. cit. p. 138.

scriptio praestat herbario" applies in our special case, even as it does in many others. In our case, the description is relatively complete and clear, while in the dried specimen only part of the characters are represented.

For all these reasons I cannot agree with Davis, who says (p. 519) that I made an incorrect determination of the material of my cultures, when I identified it with Lamarck's plant of 1796. The authentic specimen of Lamarck and the description in the *Encyclopédie* correspond as closely with the characters of my plants as dried specimens and descriptions expressed in words ever can do.

On the contrary, the specimen *B* is surrounded with doubts. Davis has given a very elaborate description of this branch, comparing it with my *Lamarckiana*. The sheet bears the label: "*Oenothera* . . . . (*grandiflora*) . . . . nova spec. flores magni lutei, odore grato, caulis 3 pedalis." The fact that the name *grandiflora* is placed in brackets shows that Lamarck did not wholly trust his identification of this plant with the other one. Perhaps the words "nova species" indicate that he took it to be possibly a different species. Later Poiret discovered the identity of this specimen with *O. grandiflora* Aiton Hort. Kew,[1]) as has been indicated by Davis. And in De Candolle's *Prodromus* (3:47, 1828) Seringe separated the two types, describing *O. grandiflora* Ait. and *O. Lamarckiana* (Ser. MSS) as different species.

The words "odore grato" point to *O. grandiflora* Ait., which has fragrant flowers, while the flowers of *O. Lamarckiana* Ser. are almost without odor. In the original description no mention is made of the odor, and this shows once more that the specimen *B* was not the authentic one for this description.

Davis has compared the branch *B* with some of his hybrid strains from Dixie Landing[2]) and finds a close resemblance. Perhaps the plant of Lamarck was a chance hybrid found in the Jardin des Plantes, and in this case, as Davis says, "we can have no certainty as to the characters of an individual plant unless its seeds have been grown in large cultures."[3]) At all events, it is not backed by other herbarium material in the Museum d'Histoire Naturelle,

---

1) Encyclopédie méthodique, Suppl. IV, p. 141, 1816. See Davis, p. 522.

2) At Dixie Landing, Alabama, only hybrid strains of *O. grandiflora* and *O. Tracyi*, perhaps mixed with other species too, are to be found. See *Opera VI*, p. 551.

3) Davis, B. M., A much desired *Oenothera*. Plant World 16 : 148, 1913.

so far as I know. If Poiret's opinion that it belongs to *O. grandiflora* Ait. is correct, then it has evidently not served as a basis for the description of *O. grandiflora* Lam. (*O. Lamarckiana* Ser.). In *O. grandiflora* the fruits are thin and relatively large, for example, 3 cm. long and 3 mm. wide; while those of *O. Lamarckiana* may measure 2.5 cm. in length and 6 mm. in width, making a ratio of $\frac{10}{1}$ in the one case and $\frac{4}{1}$ in the other.[1]) The description of the fruits as short, as given by Lamarck, evidently points to the second and not to the first case.[2])

Summing up the main results of this discussion, we find that specimen *A* of the herbarium of Lamarck closely corresponds to the *O. Lamarckiana* Ser. of the present time and has been taken by almost all authors for its prototype. The specimen *B* differs from it in its general aspect, in the words "odore grato" on its label, and in the opinion of Poiret that it belongs to *O. grandiflora* Ait., this opinion pointing to long and narrow fruits. Personally, it impressed me as having been brought into the herbarium of Lamarck only later on, and as having been placed in the cover of *O. grandiflora* Lam. with a doubt shown by the placing of the name in brackets.

The best proof for the fact that *A* and not *B* is the authentic specimen of *O. grandiflora* Lam. is perhaps given by the specimen in the herbarium of Father Pourret, which was given to the Muséum d'Histoire Naturelle by Dr. Barbier in 1847.[3]) It bears the name *Oenothera grandiflora* Lam. written in the clear and beautiful handwriting of the clerk of Pourret. In the same cover there is another sheet of Pourret's collection, on which the same clerk wrote *Oenothera biennis*. Unfortunately, Davis, who did not visit the Museum, has mistaken this one for the one studied by me,[4]) and

---

1) L'*Oenothera grandiflora* de l'herbier de Lamarck, p. 576, fig. 1, b and c.

2) Davis (op. cit. p. 523) lays great stress on the tips of the sepals, but I cannot find a well defined difference between the two species in this character. He calls attention to the word "sétacé" in Lamarck's description of the sepal tips: "this has been translated by De Vries (Mutations-Theorie, p. 317, 1901) as "dicke." The French, however, is from the late Latin word *setaceus,* derived from "seta," a stiff hair or bristle. The meaning, therefore, is exactly the opposite of that given by De Vries." If the reader will kindly look up my book at the page quoted by Davis, he will find that I have translated "sétacé" by "fadenförmig."

3) The Mutation Theory, Engl. ed. 1:442, note 2.

4) Bull. Torr. Bot. Club, op. cit., p. 527.

has accordingly published a photograph (*pl. 38*) and a description of it. It is easily seen that this specimen really comes nearer to our present *O. biennis* L. than to anything else.

The plant which Pourret called *O. grandiflora* Lam. is represented on our pl. II. It agrees wholly with the present *O. Lamarckiana* Ser., and in all respects. It was fastened on its sheet by the clerk of Pourret and consists of two flowering spikes and two separate flowers. The stigma lobes are seen spread above the anthers in the normal way. The specimens were picked at the beginning of the flowering period and bear no fruits; obviously they were main spikes. They will be recognized at once as *O. Lamarckiana* by anyone who has seen living cultures of this species. As I have quoted in my *Mutation theory* (*loc. cit.*), Spach has written on this sheet "*Onagra vulgaris grandiflora* Spach," which remark also proves the identity with *O. Lamarckiana* Ser. The printed label says "Collection de l'Abbé Pourret, extraite de l'herbier légué par M. le Dr. Barbier en 1847." The main spike measures about 40 cm., the smaller one about 20 cm.

In my book I have also referred to a specimen of *O. suaveolens* Desf. At that time I did not know the Alabama species and believed that *O. suaveolens* Desf. and *O. grandiflora* Ait. were synonyms, as almost all authors did. Therefore I used the two names promiscuously. Last summer, however, I cultivated, side by side, *O. suaveolens* Desf. from Fontainebleau, collected by Dr. Blaringhem, and *O. grandiflora* Ait. from Castleberry, Alabama, collected by myself with Mr. Bartlett. They proved to be wholly different species.[1]) So far as I know, the large-flowered Oenotheras, which are now relatively common in the western departments of France, all belong to *O. suaveolens* Desf., at least all the specimens and cultures on which I based my opinion in 1901 did. The specimen of the Muséum d'Histoire Naturelle, which I referred to especially, has been described by Davis from a photograph which is reproduced on *pl. 39* of his paper. Davis, who did not know the *O. suaveolens* as a separate species, called it the flotsam of the herbarium (p. 529); it is, on the contrary, the authentic specimen of Desfontaines, bearing on the label the name *suaveolens* written by Desfontaines himself. The smaller plant, fastened on the same sheet, has another label, saying only *O. grandiflora*, and seems to me to have been fastened on this sheet subsequently. The

1) L'*Oenothera grandiflora* de l'herbier de Lamarck, loc. cit.

larger one, however, corresponds exactly with the species which is now growing in many thousands of specimens near Samois on the eastern limit of the Forêt de Fontainebleau, where I visited the different stations with Dr. Blaringhem in October 1913. The long fruits and the thick flower buds do not leave the least doubt concerning the identity of this specimen.

The most interesting discovery in this field of historical research, however, is that of a specimen of *O. Lamarckiana* Ser. in the collection of Michaux, described recently by Blaringhem.[1]) I had the advantage of studying this sheet myself, when I visited Paris in October 1913. The printed label says "Herb. Mus. Paris, Herbier de l'Amérique septentrionale d'André Michaux." There is no further indication of the locality and no name. The specimen is a main spike, picked in the beginning of the flowering period, and without fruits (pl. III). It is excellently preserved and corresponds in all respects to my cultures of *O. Lamarckiana* Ser. The lobes of the stigma are seen to be widely spread above the anthers. The flowers and flower buds are exactly those of the present species.

André Michaux died in 1802, after having traveled during twelve years through the eastern United States from the Hudson River to Carolina. His celebrated collection constitutes one of the best sources of our knowledge of the flora of those parts of America at the end of the eighteenth century, that is, of the same period in which Lamarck published his volumes of the *Encyclopédie*. His herbarium is at present at the Muséum d'Histoire Naturelle at Paris, and his plants were described after his death by his son François André Michaux in a book entitled "Andraeas Michaux, Flora boreali-americana, sistens characteres plantarum quas in America septentrionali collegit Andraeas Michaux."[2]) Michaux had the habit of collecting seeds of as many species as possible, besides his herbarium specimens, and of sending them to Europe to be sown.

This beautiful specimen proves that *O. Lamarckiana* Ser. was a component of the flora of the eastern part of Northern America at the end of the eighteenth century, and that it has come down

---

1) Blaringhem, L., L'*Oenothera Lamarckiana* Seringe et les Oenothères de Fontainebleau. Rev. Gén. Botanique 25: 1914.

2) Editio nova 1820, Paris. The genus *Oenothera* is dealt with in vol. I on p. 214; the plant is given under the name of *O. biennis*. For the ground covered by his travels, see the preface and the article of Blaringhem.

to us as completely unaltered as may be shown by old herbarium specimens. Moreover, it tends to make it at least very probable that the European strains, or at least some of them, are derived from the importation of seeds by Michaux. The specimen *A* in the herbarium of Lamarck, designated as "d'Amérique sept.," probably belonged to this same strain.

The exact situation of the locality where Michaux collected this specimen is, of course, unknown. Much stress is laid by many authors upon the fact that no wild station for *O. Lamarckiana* has been discovered lately in any part of the United States. This argument evidently loses the main part of its weight when we know that it was observed by such a well known botanist as Michaux. Moreover, this situation is not peculiar to *O. Lamarckiana*; on the contrary, the same condition prevails for the other European species, *O. biennis*, L., *O. muricata* L., and *O. suaveolens* Desf., whose original stations in the United States and Canada have not been rediscovered. Even *O. grandiflora*, which is known to occur in Alabama in different localities, is observed there to grow on cultivated soil only, especially on old fields of corn and cotton, and no one knows whence it came. Therefore, if our present ignorance of the origin of *O. Lamarckiana* is adduced in order to throw a doubt on its reality as a good species, the same doubt is attached to its nearest allies, and, in fact, to all the dozens of elementary species of the group *Onagra* which are now being found wild on waste fields and along roadsides all through the United States. Autochthonous stations are not known for any of them.

A most valuable contribution to the clearance of the historical data concerning the origin of *O. Lamarckiana* Ser. has been brought forward by Davis in his criticism of the alleged Texan origin of the present cultivated strain. This was introduced into the trade by Messrs. Carter and Co. of High Holborn in the neighborhood of London, about the middle of the last century. These horticulturists offered the seeds as coming from Texas. But, since then, no botanist is known to have seen the plant in that state, and Davis suggests (p. 523) that the statement might, perhaps, have been caused by a mistake.[1]) Now, it is well known that such details are, as a rule, given more in the interest of advertising than in that of pure science. Moreover, no horticulturist likes to offer

---

1) See Davis in New Phytol. 12:234. 1913.

for sale seeds with the announcement that the same form may be found as a wild flower in his own country.

O. Lamarckiana has been, for many years at least, a component of the flora of England, growing in many localities, especially on the sand dunes along the coast. The most universally known station is that of St. Anne's on the Sea, near Liverpool, which has been studied by Bailey, Gates, and other botanists, and where the species occurs in thousands of specimens. Davis received seeds from different English stations and recognized the plant in the cultures derived from them (*op. cit.* p. 237). In Lancashire the species locally grows together with *O. biennis* L., exactly as it does in the sand dunes of Holland. In such cases it produces hybrids such as I have described under the names of *laeta* and *velutina* and as Davis has isolated as small-flowered races from those English localities (p. 237).

Now, if we agree with Davis that the seeds of Carter and Co. were derived from some English station, the probability at once arises that these English stations themselves owe their origin to the introduction of seeds from America, either by Michaux himself or by some other botanist of the same period. The history of the species would then become a very simple and clear one. In this respect it becomes of interest to look at the figure published in 1807 in Smith's *English Botany* (vol. VI. *pl. 1534*).[1]) According to the description accompanying this plate, the "specimen was gathered on the extensive and dreary sand banks on the coast a few miles north of Liverpool, where millions of the same species have been observed by Dr. Bostock and Mr. John Shepherd growing perfectly wild and covering large tracts between the first and second range of sand hills." In this same locality *O. biennis* L. and *O. Lamarckiana* are now growing in the same abundance of individuals, partly separated and pure in different valleys and partly in mixtures which are known to contain also their hybrids. The specimen of 1807 is designated *O. biennis*, but both the flowers have the lobes of their stigma above the anthers, which is a differentiating mark of *O. Lamarckiana*. Moreover, it is the only decisive detail, all other characters of the figures applying equally to both species. If it is allowable to trust to this detail, we should be entitled to conclude that the station of Liverpool contained both forms as early as 1807, even as it is known to do at the present

1) Cf. Davis, op. cit. p. 532.

time. In this case *O. Lamarckiana* must be assumed to have been introduced into England about the time of Michaux and Lamarck, and a common origin for the specimens of their herbaria and the wild stations in England becomes highly probable.

The strain of Carter and Co. has been identified by Lindley as *O. Lamarckiana* Ser., and the high authority of this eminent botanist confirms my own determination of the same strain, made by comparing it with the authentic specimen of Lamarck.[1])

At all events, the adduced facts indicate a very simple history of our species, which has come down to us unchanged, so far as we know, from the original American habitat.[2]) There is no reason to suppose that it originated as a garden plant, and none at all to subject it to all the doubts ordinarily brought forward against the purity of descent of horticultural forms in general, simply on the ground that some garden plants are of known hybrid origin. *O. Lamarckiana* has remained unchanged through more than a century and has kept as true to its type as any good wild species. "It is exceedingly fortunate," says Davis (*op. cit.* p. 527), "that the plant which serves as the type of *Oenothera Lamarckiana* Ser. should have come down to us so well preserved that there is scarcely a doubt of its identity." But the identity is with the species as it is still known under that name. Whether the species was in the same condition of mutability at the time of its first appearance as it is now, is of course a different question.[3])

Summing up the results of this historical investigation, we may say:

1. *Oenothera Lamarckiana* Ser. is represented by specimens in the herbaria of Lamarck, Pourret and Michaux (pls. I–III), and is, so far as this material enables us to judge, at the present time exactly the same plant as it was at that period. It has come

---

1) Davis says (op. cit. p. 531) "the identification by Lindley of these plants with *O. Lamarckiana* Ser. was undoubtedly incorrect," but he does not give any reason for this assertion.

2) Davis says (op. cit. p. 530) "that *Lamarckiana* has come down to us greatly modified, that its parentage is far from pure, that it is in fact of hybrid origin." This assertion which is not based upon any facts is clearly contradicted by the preservation in excellent condition of the three specimens of Lamarck, Pourret and Michaux, not known to Davis.

3) Über die Dauer der Mutationsperiode bei *Oenothera Lamarckiana*. *Opera VI*, p. 374.



Plate I.



Plate II.



Plate III.



down to us, through more than a century, as unaltered and as constant as true species usually do.

2. It has been a component of the flora of the eastern United States, where Michaux collected it and whence Lamarck derived his specimen.

3. At the present time it is a component of the flora of England and is as well established in that country as is *O. biennis* in different parts of Europe.

4. The strain which is now in cultivation, and which was introduced into the trade about the middle of the last century, was probably derived from some wild English locality, which itself may have come from an introduction into Europe of the seeds collected either by Michaux himself or by some other botanist of his period.

Amsterdam.

Explanation of Plates I-III.

Plate I.

Oenothera grandiflora Lam. (*O. Lamarckiana* Ser.): the authentic specimen in the herbarium of Lamarck, two-thirds natural size, referred to as *A* in the text; in the left upper corner a bunch of flower buds of my culture of 1913, dried and pressed, is given for comparison, and photographed together with the main specimen.

Plate II.

Oenothera grandiflora Lam. (*O. Lamarckiana* Ser.): the specimen in the herbarium of Father Pourret, one-third natural size; on the label is written *Onagra vulgaris grandiflora* Spach.

Plate III.

Oenothera Lamarckiana Ser. in the "Herbier de l'Amérique septentrionale" of André Michaux, collected about 1800 in the eastern parts of the United States: *A*, top of spike photographed and reproduced about natural size; *B* and *C*, the whole specimen of Michaux, consisting of two parts, reduced about one-half; all three figures photographed for me by Dr. L. Blaringhem; in the reproduction the narrow bands of paper used to fix the specimen to its sheet and seen on the photographs have been omitted.

(The Botanical Gazette, Vol. XVII, May 1914, p. 345.)

